QL
430.5
P37W64
1905
MOLL.

W-74

Überreicht vom Verfasser

Embryologie von Physa fontinalis L.

von

Division of Mollusks
Sectional Library

Anton Wierzejski

Mit 10 Tafeln, 6 Furchungstabellen und 9 Figuren im Text

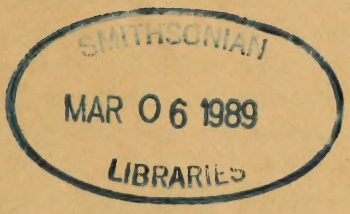
Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. LXXXIII

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1905

QL
430.5
P37W64
1905
Moll.

I WIER 2

Division of Mollusks
Sectional Library



Embryologie von Physa fontinalis L.

Von

Anton Wierzejski.

Mit Tafel XVIII—XXVII, 6 Furchungstabellen und 9 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Einleitung 503
2. Material und Methode 505
3. Nomenklatur 511
4. Abnormitäten; ungefurchtes Ei 513

I. Furchung 518

5. Furchungsgeschichte bis 123 Zellen 518
   Der umgekehrte Furchungsmodus 523
   Allgemeines über die Ectosomen 534
6. Geschichte des ersten Quartetts 552
   a. Das Kreuz 552
   b. Die Trochoblasten 562
   c. Bemerkungen über das sogen. »Apikalorgan«. 562
7. Geschichte des zweiten Quartetts 564
8. » » dritten » 569
9. Zahl der Ectomerenquartette 577
10. Entoderm 579
11. Primäres Mesoderm 584
12. Furchungshöhle 589

II. Vergleichende Betrachtungen 598

13. Spiralfurchung 598
14. Allgemeine Betrachtungen über das sekundäre Mesoderm 604
15. » » » » primäre » 611
16. Rudimentäre Zellen 625
17. Gastrulation 633

III. Entwicklung der Organe 640

18. Larvale Organe 640
   a. Velum 640
   b. Urniere 643
   c. Nuchalzellen 658
19. Definitive Organe 663
   a. Nervensystem 663
   b. Darmkanal 665
   c. Definitive Niere 685

IV. Résumé 692

Literatur 696

Erklärung der Abbildungen 698

1. Einleitung.

Als ich mich vor einigen Jahren mit der Embryologie von *Physa* zu befassen begann und zunächst den Reifungs- und Befruchtungsvorgang bei derselben in Gemeinschaft mit v. KOSTANECKI verfolgte und als es uns gelang positive Resultate zu erzielen ('96), fühlte ich mich veranlaßt, die Untersuchung auf den ganzen Furchungsprozeß bei dieser Form auszudehnen. Sie schien aus dem Grunde besonders interessant zu sein, weil es sich schon beim Studium der Anfangsphasen der Furchung herausstellte, daß sie zu den wenigen Gasteropoden gehört, bei denen der sog. »umgekehrte« Furchungsmodus festgestellt wurde.

Ferner hat die weitere Forschung gezeigt, daß das Mesoderm von *Physa* nicht ausschließlich aus den Urmesodermzellen, sondern außerdem noch aus zwei Zellen der Ectodermgeneration seinen Ursprung nimmt. Ein analoger Befund war damals nur bei *Unio* (LILLIE, '93) bekannt und gleichzeitig machte ihn auch CONKLIN ('97) bei *Crepidula*.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über den Furchungsprozeß bis zur Anlage des soeben erwähnten Mesoderms, das ich als »sekundäres« bezeichnete, wurden im Jahre 1897 in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht. Es handelte sich nunmehr eine in Aussicht gestellte ausführliche, durch Tafeln erläuterte Darstellung folgen zu lassen.

Verschiedene Umstände haben jedoch dazu beigetragen, daß die Veröffentlichung dieser Arbeit bis dato aufgeschoben werden mußte. Unter andern war es der Vorsatz die Descendenz möglichst genau bis zur Anlage der Organe zu verfolgen, ein Vorsatz, dessen Ausführung sehr zeitraubend ist, während der Erfolg nicht immer unsern Erwartungen entspricht. Denn, wenn es auch gelingt in der Aufdeckung der Zelldescendenz bis zu Stadien mit relativ sehr hoher Blastomerenzahl vorzudringen, so stehen wir dennoch den späteren Stadien zumeist ratlos gegenüber und sind leider außer stande bei der Organogenese die Schicksale einzelner Zellterritorien mit mathematischer Sicherheit der Anfangsstadien zu verfolgen.

Es wäre aber verfehlt, wollten wir nur aus diesem Grunde unsre Untersuchungen bei einer bestimmten Phase abbrechen, denn ohne eine wenigstens annähernde Kenntnis dieser Schicksale wären wir bei Feststellung der Beziehungen zwischen einzelnen Blastomeren, den Keimblättern und Organanlagen bei verschiedenen Formen ganz und

gar auf Vermutungen angewiesen. Wenn es also oft unmöglich ist das Ideal derartiger Forschung zu erreichen, d. i. die Geschichte der individuellen Blastomeren durch alle Phasen der Entwicklung des Keimes bis zur Ausbildung von definitiven Organen zu verfolgen, so ist es allerdiegs sehr wünschenswert, dieselbe bis zu den weitesten Grenzen kennen zu lernen. Sicherlich wären viele embryologische Irrtümer vermieden, wenn sich die Ableitung der Organe auf die sichere Grundlage der Zelldescendenz gestützt hätte.

Von dieser Überzeugung ausgehend habe ich in meinen Untersuchungen die Descendenz sogar solcher Blastomeren bis zu weit fort gerückten Furchungsstadien zu verfolgen versucht, deren Rolle beim Aufbau des Keimes untergeordnet zu sein scheint, denn man kann es im vorhinein nicht wissen, welche Dienste die Kenntnis der Descendenz eines Zellterritoriums beim Studium der Organogenese erweisen kann.

Das Hauptaugenmerk wurde jedoch der Descendenz der beiden Mesodermanlagen zugewendet, welche bekanntlich in der neueren Literatur Gegenstand lebhafter theoretischer Erörterungen geworden sind. Für das Studium ihrer wechselseitigen Beziehungen ist *Physa* gerade ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt. Außerdem wurde auch der Descendenz des Entoderms und des ersten Quartettes große Sorgfalt gewidmet. Wofern es beim Studium der Zelldescendenz gelungen ist bis zur Anlage der Organe auf sicherer Basis vorzudringen, wurde auch die Entwicklung der letzteren in den Kreis meiner Beobachtungen einbezogen. Vor allem handelte es sich um diejenigen Organe, welche aus dem mittleren Keimblatte ihren Ursprung nehmen. Ein systematisches Studium der Organogenese wurde bei unsrer Form nicht bezweckt, deshalb hat der betreffende Teil dieser Arbeit keinen Anspruch auf eine erschöpfende Darstellung der gesamten Organogenese.

Was die allgemeinsten Fragen der modernen Morphogenie anbelangt, bin ich im Laufe meiner Untersuchungen zur Überzeugung gelangt, daß das vorliegende Material noch viel zu spärlich und in mehrfacher Beziehung zu wenig kritisch ist, als man darauf weittragende theoretische Spekulationen namentlich in phylogenetischer Richtung stützen könnte. Dieser Umstand macht es uns zur doppelten Pflicht für wiederholte und vielseitige Erforschung der individuellen Entwicklung zu sorgen, um eine möglichst breite und solide Basis für weitgehende theoretische Betrachtungen zu gewinnen. Freilich hätte die Erfüllung dieser Pflicht nach Ansicht derjenigen Forscher,

welche nur dem Experiment einen wissenschaftlichen Wert zuschreiben, eine bloß untergeordnete Bedeutung, wir huldigen aber mit CONKLIN, LILLIE u. a. der Überzeugung, daß eine tunlichst gründliche Erkenntnis der Tatsachen der normalen Entwicklung zum Verständnis der morphogenetischen Prozesse wesentlich beitragen kann.

Krakau, Ende März 1905.

2. Material und Methode.

Physa fontinalis L. kommt bei Krakau in allen stehenden Gewässern, sogar in tieferen Wassergräben ziemlich häufig vor. Sie hält sich während der Laichzeit am liebsten an Stellen auf, welche mit Elodea canadensis dicht bewachsen sind und kann mit dieser Pflanze mit einem Netz ans Ufer gezogen und meistens in großer Anzahl abgelesen werden.

Die Eiablage beginnt im Freien, wenn der Frühling zeitlich anbricht, bereits im April, sonst erst im Mai und dauert bis in den September fort. Am regsten ist sie wohl im Mai und Anfang Juni, später nimmt die Laichproduktion stetig ab, so daß man im August nur sehr vereinzelte Gelege findet, im September dagegen laichen wahrscheinlich nur Tiere jüngerer Generationen. In Aquarien beginnen die Schnecken schon im März zu laichen, wenn der Februar ausnahmsweise so warm war, daß die Eisdecke in den Teichen zeitweise verschwunden ist und sich Gelegenheit dargeboten hat, geschlechtsreife Tiere zu sammeln.

Der Laich wird, sowohl im Freien als auch in Aquarien, in glashellen Gallertklumpen von unregelmäßig oblonger Form und äußerst wechselnder Größe an verschiedene im Wasser untergetauchte Gegenstände abgesetzt, am liebsten an Elodea canadensis, Lemna, Myriophyllum, sonst auch an faulende Blätter, Baumreiser, glatte Steine und in der Gefangenschaft ausnahmsweise auch an die Glaswände der Behälter.

Die hyalinen Gallertklumpen der einzelnen Gelege enthalten eine sehr wechselnde Zahl von rundlichen, ebenfalls durchsichtigen Eikapseln, von einer einzigen bis über 20, durchschnittlich aber etwa 10 Stück. Lebensfrische Laichtiere setzen unter normalen Bedingungen zahlreiche und dabei recht große, vielkeimige Laichklumpen ab, während Exemplare mit erschöpfter Keimdrüse oder in ungünstigen Lebensbedingungen, z. B. in ungenügend durchlüfteten Aquarien, vorwiegend kleine, bloß wenige, oder ein einziges Ei enthaltende Gelege liefern. Manchmal sind dieselben sogar ganz leer, oder nur mit kleinen Spermaballen versehen. Hat man einmal diese Tatsache, sei es an Zuchttieren, sei es in der freien Natur, festgestellt, so wird man nie in Verlegenheit sein, zu entscheiden, welcher Laich sich zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am besten eignet. Sobald man nämlich im Aquarium bemerkt, daß die Gelege rapid kleiner und keimärmer werden, so ist es ein Zeichen, daß man entweder die Zuchttiere in frisches Wasser bringen, oder ihnen reichlichere Nahrung[1]

[1] Das beste Nahrungsmittel sind für *Physa* halb vermoderte Baumblätter, etwa Ulmen- oder Erlenblätter, die in loser Schicht den Boden des Aquariums bedecken und von äsenden Tieren gern aufgesucht werden.

darbieten muß, oder dieselben überhaupt durch frisch gesammelte ersetzen. Manchmal erweisen sich auch frisch gebrachte Tiere zur Zucht und Laichgewinnung unbrauchbar, wenn sie in verdorbenem Wasser lebten oder von ihren gewöhnlichen Parasiten (*Chaetogaster*) zu stark befallen wurden. Meinerseits wurde stets für frischen, sowohl von freilebenden wie von Zuchttieren stammenden Laich gesorgt und zwar erfolgte die Fixierung möglichst bald nach dem Einsammeln.

Zum Fixieren wurden verschiedene Flüssigkeiten gebraucht, je nach dem Zweck, zu welchem das Material konserviert werden sollte. Für Schnitte wurden die von der Gallerte auf mechanische Weise mittels Präpariernadeln befreiten Eikapseln mit einer konzentrierten Sublimatlösung (mit oder ohne Zusatz von Eisessig) in der üblichen Weise behandelt; dagegen für das Studium der Eier in toto, wurden letztere nur auf etwa 2—4 Minuten in eine konzentrierte Sublimatlösung gebracht, und sobald das Eiweiß milchig getrübt und fast ganz undurchsichtig geworden ist, rasch mit destilliertem Wasser oder 15%igem Alkohol abgespült und in einer von diesen Flüssigkeiten belassen. Schon nach etlichen Minuten gelingt das Herausschälen der gelben Eikeime aus den Kapseln mittels Nadeln sehr leicht und man überträgt die freigelegten Stücke in 30%igen Alkohol, wo sie einige Stunden zu verbleiben haben, worauf sie in steigendem Alkohol mehrere Stunden gehärtet werden. Die Anwendung der Jodtinktur halte ich bei der Kleinheit der Objekte für überflüssig.

Auf diese Art konservierte Embryonen eignen sich ganz besonders zur Untersuchung der äußeren Gestalt, sowie zum Studium gewisser Zellstrukturen und Organanlagen, desgleichen auch zum Schneiden; weniger günstig sind sie dagegen für das Studium der Zelldescendenz.

Auch die Flemmingsche Flüssigkeit liefert ganz gute Resultate und wird in ähnlicher Weise gebraucht wie Sublimat. Es werden namentlich die von der Gallerte befreiten Eier ganz kurz mit einer mittelstarken Lösung derselben behandelt, mit Wasser abgespült und nach Verlauf von 15—30 Minuten in der üblichen Weise mit Nadeln herausgeschält, worauf sie zunächst in 30%igen Alkohol auf etwa 12 Stunden kommen und dann die stärkeren Alkohole durchlaufen werden[1].

Das in Flemmingscher Flüssigkeit fixierte Material eignet sich wenig zum Studium der Zelldescendenz, weil die Zellgrenzen nicht scharf genug hervortreten, ist aber sonst sehr brauchbar, weil in demselben die äußere Form der Embryonen sowie die feinsten Plasmafortsätze vorzüglich erhalten bleiben.

Außer den genannten Fixierungsmitteln habe ich auch einige andre Versuchsweisen angewendet, so z. B. die von Conklin bei seinen *Crepidula*-Studien und von Holmes bei *Planorbis* mit dem besten Erfolg benutzte Kleinenbergsche Pikrinschwefelsäure. Da ich indessen weder bei Anwendung dieser noch bei andern Säuren völlig zufriedenstellende Resultate erzielen konnte, habe ich schließlich der Perényischen Flüssigkeit, welche mir stets die besten Dienste leistete, vor allen andern den Vorzug gegeben. Bei Anwendung der letzteren hat sich mir in der Praxis folgendes Verfahren als das einfachste und sicherste ergeben.

Die zu fixierenden Eierklumpen werden mit der Gallerte, so wie den Gegenständen, an denen sie haften, z. B. Blättern und Stengeln von Elodea,

[1] Diese Methode wird von mehreren Forschern empfohlen (Schmidt, '90, Kofoid, '95 u. a.).

in die zur Hälfte mit Wasser verdünnte Perényische Flüssigkeit[1] geworfen, in welcher sie bloß so lange zu liegen haben, bis das Eiweiß der Eikapseln, welches unter der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit momentan ganz undurchsichtig geworden ist, bald aber sich wieder aufhellt, neuerdings sich milchig zu trüben beginnt. Dieses Verhalten des Eiweißhofes ist um so leichter zu beobachten, als die Gallerthülle völlig hyalin verbleibt. Soll die Fixierung, besonders aber das nachherige Herausschälen der Eier, gelingen, so muß man genau achtgeben, daß der Augenblick, in welchem die abermalige Trübung des Eiweißes sich einzustellen beginnt, nicht verpaßt werde, da es erfahrungsmäßig der richtige Zeitpunkt ist, die Einwirkung des Fixierungsmittels zu unterbrechen und dasselbe durch 15%igen Alkohol zu ersetzen. Letzterer wird zwei- bis dreimal in kurzen Intervallen gewechselt. Nun kann man sogleich die Eikapseln von der Gallerte zu befreien beginnen. Dieses geschieht am leichtesten, wenn die einzelnen Gallertklümpchen auf eine trockene schwarze Porzellanplatte gebracht werden und die weißlichen Eikapseln mittels Nadeln herauspräpariert werden. Je genauer die zähe Gallerthülle entfernt wird, desto besser gelingt nachher das Sprengen der Eikapseln selbst. Die herauspräparierten Eikapseln gelangen abermals in 15%igen Alkohol und können darin etwa $1\frac{1}{2}$ bis höchstens 2 Stunden verbleiben. Sobald man übrigens bemerkt, daß das opake Eiweiß in den merklich aufquellenden Kapseln durchscheinend zu werden beginnt, kann man das Herausschälen der Eikeime unverzüglich vornehmen. Diese Aufgabe setzt allerdings einige Übung und Geschicklichkeit voraus, doch sind die wenigen und einfachen Kunstgriffe in der Praxis sehr bald erlernt. Die Hauptbedingung des Gelingens liegt in der richtigen Fixierung und der davon abhängigen Konsistenz des Eiweißes. Das Sprengen der Kapselhüllen wird wesentlich erleichtert, wenn man sich möglichst scharfer und starrer Nadeln bedient und allen Alkohol um das Ei herum entfernt, da sonst die schlüpfrige Kapsel der Nadelspitze fortwährend entweicht. Außerdem soll man es peinlich vermeiden, den frei ausfließenden Keim mit der außerordentlich klebrigen Kapselmembran in Berührung zu bringen, da er an ihr so fest haften bleibt, daß die Isolierung desselben in unversehrtem Zustand in der Regel mißlingt. Jetzt werden schnell mit einer feinen Pipette einige Tropfen 15%iger Alkohol zugesetzt, der Keim behutsam aufgefangen und in ein Uhrschälchen mit 30%igem Alkohol übertragen. Letzterer muß während der Arbeit öfters gewechselt werden, weil er beim Übertragen der Eier fortwährend verdünnt wird. Es ist überhaupt zu bemerken, daß der schwache Alkohol nicht zu lange auf die Objekte einwirken darf, da sie sonst leicht maceriert werden und an den Uhrschälchen kleben bleiben. Es ist daher besonders dem minder Geübten und langsamen Arbeiter anzuraten, stets nur kleine Portionen des Laiches auf einmal in Arbeit zu nehmen. Die ganze Operation des Herausschälens wird selbstverständlich unter dem Präpariermikroskop ausgeführt.

Die in 30%igem Alkohol aufbewahrten Keime werden nach etwa 12 Stunden in steigendem Alkohol gehärtet und schließlich in 96%igem aufbewahrt.

Von manchen Forschern (Kofoid, Holmes) wird zum Auflösen der Gallerte und des Eiweißes eine 0,75%ige Kochsalzlösung empfohlen. Da die Keime bei

[1] Da in der gewöhnlichen Mischung nach der neueren Erfahrung gewisse Bestandteile des Zellplasmas aufgelöst werden, so wurde als Stammlösung die stärkere benutzt: 40 ccm 35%iger Salpetersäure, 30 ccm 0,5%iger Chromsäure und 30 ccm 96%igen Alkohol.

längerer Einwirkung der Salzlösung mehr oder weniger aufquellen, empfiehlt Holmes, derselben einige Tropfen der Fixierungsflüssigkeit zuzusetzen. Ich habe diese Methode versuchsweise angewendet, konnte aber die Auflösung des Eiweißes ohne Schädigung des Keimes nicht zu stande bringen. Praktischer dürfte das von Child empfohlene Verfahren sein, welches darin besteht, daß die Gallerte erst nach Fixierung in einem beliebigen Säuregemisch (Chromsäuregemische ausgenommen) und nach Härtung in Alkohol aufgelöst wird. Nach seiner Erfahrung löst sich dieselbe in jeder sehr verdünnten Säure auf. Da jedoch das in den Eikapseln enthaltene Eiweiß nach der Härtung nicht löslich ist, so habe ich diese Methode für *Physa* bloß dann anwenden können, wenn es sich um ein zum Schneiden bestimmtes Material handelte.

Für meine Untersuchungen habe ich daher hauptsächlich ein in der oben angegebenen Weise in Perényischer Flüssigkeit fixiertes Material verwendet, weil es sich zum Studium der Zelldescendenz ganz besonders eignet. Es treten nämlich an gelungenen Präparaten alle gewünschten Details, wie Zellgrenzen, Kerne, Mitosen, Zwischenkörper u. dgl. mit großer Klarheit und Schärfe hervor und zwar sowohl im Oberflächenbilde als auch in den tieferen Schichten der Embryonen.

Zur Tinktion der Präparate habe ich vorwiegend kristallinisches Hämatoxylin gebraucht.

Neben dem kristallinischen wurde auch öfter das Delafieldsche Hämatoxylin verwendet und zwar sowohl in neutraler als auch in einer sehr schwach angesäuerten Lösung. Letztere wird sowohl von Conklin als auch von Holmes sehr warm empfohlen und liefert in der Tat ganz hübsche und dauerhafte Tinktionen, wenn die Präparate in Kleinenbergscher Pikrinschwefelsäure fixiert worden sind. Weniger empfehlenswert habe ich diese Tinktionsmethode für *Physa* gefunden, deren Laich in Perényischer Flüssigkeit fixiert wurde. Das saure Hämatoxylin gibt nämlich besonders bei älteren Furchungsstadien deshalb keine günstige Färbung, weil es die im Plasma enthaltenen Eiweißkügelchen ebenfalls färbt, wodurch das Präparat an Durchsichtigkeit einbüßt. Die erwähnten Eiweißelemente kommen auch in dem Falle störend zum Vorschein, wenn man die mit Delafieldschem Hämatoxylin tingierten Präparate mit saurem Alkohol nachbehandelt.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß man sich bei embryologischen Untersuchungen mit einer einzigen oder zwei Tinktionsmethoden nicht begnügt, sondern der beabsichtigten Wirkung entsprechend deren mehrere in Anwendung bringt, zumal für Schnitte. Doch selbst die exakteste Tinktion läßt zuweilen den Embryologen im Stich und man ist genötigt, zur Metallimprägnation zu greifen.

Es wurde namentlich von Holmes (1900) in dessen Untersuchungen über *Planorbis* die Silbernitratmethode fleißig und mit gutem Erfolg angewendet, was mich veranlaßt hat, seinem guten Beispiel zu folgen. Holmes verfährt folgendermaßen. Er überträgt die Eier aus den Eikapseln direkt in eine 0,75%ige Silbernitratlösung, setzt sie in einem Uhrschälchen durch längere Zeit dem direkten Sonnenlicht aus, kontrolliert von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop und sobald das Mosaik der Zellengrenzen mit gewünschter Schärfe zum Vorschein kommt, spült er das Präparat mit destilliertem Wasser gehörig ab, setzt einige Tropfen von 0,5%iger unterschwefliger Natriumlösung auf bloß 3—4 Sekunden hinzu, damit der Silberniederschlag nicht ganz aufgelöst werde, und wäscht schließlich mit konzentrierter Pikrinsäure aus. Diese dient zugleich

als Fixierungsmittel und übt keine nachteilige Wirkung auf das imprägnierte Präparat aus.

Die Holmessche Methode gibt bei einiger Übung sehr befriedigende Resultate. Das Versilbern an und für sich bereitet keine Schwierigkeiten. Dagegen verlangt das Auswaschen mit Natriumhyposulfit große Vorsicht und Geschicklichkeit, wenn das Präparat nicht verdorben werden soll. Bei zu kurzer Einwirkung ist die Reduktion unzureichend, bei längerer Dauer wird das Präparat zu stark entfärbt und durch Quellung verdorben. Diese Methode hat überhaupt ihre Launen, welche man durch Erfahrung zu beseitigen lernen muß. Präparate, die zu lange in der Silbernitratlösung dem Sonnenlichte ausgesetzt waren, sind zu dunkel und brüchig; im entgegengesetzten Fall bleiben die Zellgrenzen verschwommen. Ebenso geht es mit der Reduktion des Silbers. Im allgemeinen gelingt die Versilberung bei älteren Stadien viel leichter als bei jüngeren.

Ich habe diese Übelstände zu umgehen versucht und dabei ebenfalls gute Resultate erzielt. Ich bringe die Eier samt den Eikapseln in eine 0,75%ige Silbernitratlösung und belasse sie unter fortwährendem Umrühren in derselben so lange im direkten Sonnenlicht, bis die Eischale sich zu bräunen anfängt. Dies ist der richtige Zeitpunkt, wo die Konturen deutlich hervorzutreten beginnen und das Eiweiß eine günstige Coagulation erleidet. Dann werden die Keime in der Silberlösung herausgeschält und entweder mit schwachem Alkohol ausgewaschen, oder, falls die Konturen noch wenig deutlich sind, in der Nitratlösung nochmals der Sonne ausgesetzt und fleißig kontrolliert, bis das Liniennetz derselben mit gewünschter Schärfe zum Vorschein kommt, endlich werden die Keime in steigendem Alkohol gehärtet und in Balsam montiert.

Für jüngere Stadien hat die Metallimprägnation einen geringen Wert, für Anfangsstadien ist sie sogar entbehrlich. Bei älteren Keimen dagegen, mit gut differenzierter Intercellularsubstanz, liefert sie sehr instruktive Bilder. An gelungenen Präparaten treten namentlich einzelne Zellterritorien mit markanter Schärfe und Klarheit hervor; wie Holmes richtig angibt, werden gewisse Zellen dunkler abgetönt wie die andern, infolgedessen die Trochoblasten und die Zellen der Kopfblase stets durchsichtig bleiben, während die dunklere Kreuzfigur sich von der hellen Umgebung vorzüglich abhebt und die sofortige Orientierung des Keimes ermöglicht. Besonders hübsche Bilder erlangt man bei Gastrulastadien und jungen Larven. Obgleich hier bereits Hunderte von Zellen vorhanden sind, treten die Grenzen jeder einzelnen mit schematischer Klarheit hervor, so daß der Fortgang der Zellvermehrung in den einzelnen Organanlagen mit größter Genauigkeit verfolgt werden kann. In dieser Beziehung leistet die Methode tatsächlich die besten Dienste und läßt sich durch keine andre ersetzen.

Die meisten Embryologen empfehlen zum Aufbewahren des konservierten Materials den Kanadabalsam. Selbst ältere Balsampräparate sollen sich zur allseitigen Untersuchung qualifizieren. Man braucht nur einen Tropfen Xylol am Rande des Deckglases zuzusetzen, um den Balsam wieder flüssig zu machen und das Objekt nach beliebiger Richtung rollen zu können. Es ist schon richtig, daß der an den Deckglasrändern eintrocknende Balsam sich nach Verlauf von einigen Tagen und selbst Wochen leicht verflüssigen läßt. Sollen aber die Präparate nach Monaten behufs Untersuchung unter Deckglas gerollt werden, dann reicht selbst reichlicher Xylolzusatz nicht aus, und das Objekt wird bei dem ersten Rollversuche ruiniert. Ich habe es deshalb vorgezogen, meine Präparate entweder in reinem Nelkenöl aufzubewahren oder in einem Gemisch

von Nelkenöl und Kanadabalsam[1], welches nicht so schnell eintrocknet wie der bloß in Xylol aufgelöste Kanadabalsam. Derartige Präparate müssen zwar von Zeit zu Zeit nachgefüllt werden, man hat aber den Vorteil, daß sie ohne bedeutenden Zeitverlust stets gebrauchsfähig bleiben, allenfallsig auf ein andres Objektglas übertragen oder im Bedarfsfalle nachgefärbt werden können. Trotz dem großen Brechungsindex des Nelkenöls eignen sich in demselben aufbewahrte Präparate von Furchungsstadien und Embryonen ganz gut sowohl zum Studium als auch zur Anfertigung von Camerazeichnungen, da sowohl die äußeren Konturen gut fixierter und gefärbter Objekte, als auch die tiefer gelegenen Zellen sehr scharf hervortreten.

Es mag noch erwähnt werden, daß ich statt der als Füßchen der Deckgläser allgemein empfohlenen Capillarröhrchen Papierstreifen von entsprechender Stärke benutzte, welche mit Syndetikon an zwei entgegengesetzte Ränder des Deckglases festgeklebt wurden. Ich habe stets eine Serie derart präparierter Deckgläschen im Vorrat gehalten. Diese auch von Holmes angewandten Papierstreifen erwiesen sich bei weitem praktischer als die Glasröhrchen, da letztere beim Verschieben des Deckglases nach allen Richtungen ihre Lage verändern, sehr oft dem Keime zu nahe kommen, oder gar herausgleiten und außerhalb des Deckglases geraten, wobei das Präparat zugrunde geht.

Wir widmen noch einige Worte der Untersuchung selbst. Sie wurde an einem ungemein reichen Material vorgenommen, welches ich möglichst eingehend auszunutzen bestrebt war. Es wurde sowohl eine Unzahl von Präparaten, als Zeichnungen und Skizzen in Überfluß angefertigt, von denen kaum ein Drittel in den beigegebenen Tafeln Aufnahme finden konnte. Daß eine so peinliche Gründlichkeit geboten war, werden mir wohl alle Embryologen zugeben, welche die Zelldescendenz genau zu erforschen bemüht waren. Die Erfahrung lehrt, daß bei derartigen Studien die Schwierigkeit darin liegt, eine der Wirklichkeit entsprechende, kontinuierliche Reihe von Furchungsstadien festzustellen. Denn einerseits gibt es gleichalterige Furchungsstadien mit verschiedener Zellenzahl, anderseits Keime mit der nämlichen Zellenzahl, welche in sonstigen Beziehungen so verschieden sein können, daß man ohne zahlreiche und sehr naturgetreue Zeichnungen nicht imstande ist, die genugsam untersuchten Phasen richtigerweise aufeinander zu beziehen und den Fortgang des Furchungsprozesses klarzulegen. Sonst führt das beiläufige Zusammenstellen ähnlicher Stadien auf spekulativer Grundlage zu Fehlschlüssen, welche besonders beim Studium der Organogenie zu verhängnisvollen Irrtümern Anlaß geben können.

Es erübrigt noch hervorzuheben, daß sowohl nach meiner Erfahrung als auch derjenigen von Jennings und Child das künstliche Licht beim Studium des Furchungsprozesses bei weitem günstiger ist als das Tageslicht, ferner, daß optische Schnitte viel sicherere Resultate geben als wirkliche Serienschnitte. Man kann selbstverständlich auch letztere unter keiner Bedingung entbehren und so habe auch ich eine stattliche Anzahl von Schnittpräparaten angefertigt und selbe in mehreren Fällen zu Rate gezogen. Doch habe ich mich bald überzeugt, daß sie in organogenetischen Fragen an und für sich nicht entscheidend sein können und die meisten Embryologen dürften mir in dieser Hinsicht bei-

[1] Wie ich soeben mit Genugtuung erfahre, wurde diese Methode auch von Mead ('97) bei seinen Studien über marine Anneliden zur Aufbewahrung der Keime mit Vorteil angewendet.

stimmen. Demgemäß wird man im Abschnitte über den Furchungsprozeß nur ausnahmsweise Schnitte abgebildet finden.

Was die Auswahl und Zahl der Abbildungen anbelangt, stößt der Leser embryologischer Arbeiten öfters auf Schwierigkeiten, wenn der Verfasser mit denselben zu sparsam war und die abgebildeten Entwicklungsstadien zu große Lücken aufweisen oder gar nur fragmentarisch vorgeführt werden. Im Interese des Lesers war ich daher bestrebt, den Text durch eine tunlichst lückenlose Serie der Furchungsbilder zu erläutern. Außerdem wurde von jedem Stadium sowohl die animale, als die vegetative Keimhälfte abgebildet, wobei sämtliche Figuren in streng derselben Weise orientiert wurden, um das Aussuchen korrespondierender Teile zu erleichtern und das Herauslesen des Entwicklungsganges aus den Figuren allein zu ermöglichen. Der Übersichtlichkeit halber wurden histologische Details, wie z. B. die feinere Struktur der Kerne, sowie die plastische Schattierung weggelassen. Um so größerer Nachdruck ist auf die Schärfe der Konturen der einzelnen Blastomeren und auf eine ausgiebige Zellensignification gelegt worden. Dadurch wird man wohl imstande sein, selbst ohne den Text zu Hilfe zu ziehen, aus den Abbildungen die Entwicklungsgeschichte der *Physa* in ihren Hauptzügen herauszulesen.

Dieses wenige zur Rechtfertigung der relativ großen Zahl der Tafeln und ihrer Einfachheit.

3. Nomenklatur.

In meiner vorläufigen Mitteilung über die Mesodermbildung bei *Physa* ('97) habe ich ein System befolgt, welches von Kofoid ('94) in dessen *Limax*-Arbeit in Anwendung gebracht wurde. Jenes System besitzt unverkennbare Vorzüge und hat tatsächlich mehrfach Annahme gefunden, wie z. B. von Jennings ('96), nach dessen Ansicht dasselbe von allen andern vorgeschlagenen Systemen den Vorzug verdient. Im Laufe der Untersuchung habe ich indessen allmählich die Überzeugung gewonnen, daß das zwei Jahre vorher von Wilson ('92) eingeführte System der Furchungsnomenklatur in bezug auf Übersichtlichkeit und Bequemlichkeit so große Vorteile bietet, daß ich schließlich die Kofoidsche Signifikation aufgegeben und die Nomenklatur Wilsons angenommen habe. Die letztere bietet vor allem diesen Vorteil, daß sie nicht nur die Entomeren und Ectomeren auf den ersten Blick als solche zu erkennen erlaubt, sondern auch die Abstammung der Zellen von den betreffenden Quartetten anzeigt, was besonders bei der Ableitung der einzelnen Organe von Wichtigkeit ist. Bestimmend war für mich außerdem der Umstand, daß man sich in den bedeutendsten einschlägigen Publikationen der letzten Jahre (Conklin, Child, Holmes, Mead, Carazzi u. a.) fast allgemein dieses Systems bedient hat, so daß es geboten schien, auch den vorliegenden Ergebnissen eine Fassung zu geben, welche einen Vergleich der behandelten Ontogenie mit verwandten Furchungstypen

wesentlich erleichtert. Dies um so mehr als in der letzten Zeit Robert ('03) auch die Ergebnisse derjenigen Embryologen, die andre Bezeichnungssysteme befolgten, in die Ausdrucksweise der von uns gewählten Nomenklatur übertragen hat.

Es ist nicht das ursprüngliche System Wilsons, welches ich anwende. Ich habe vielmehr mehrere, mitunter wichtige Verbesserungen und Änderungen berücksichtigt, welche von einzelnen Autoren in Vorschlag gebracht wurden. So halte ich vor allem die von Conklin ('97) eingeführte Neuerung für einen wesentlichen Fortschritt, die Zahl des Quartetts, welchem die Blastomere angehört, nicht im Exponent sondern als Koeffizient auszudrücken, wodurch die Nomenklatur in eine binäre umgewandelt wurde. Ferner habe ich nach dem Vorgange einiger neuester Autoren die Koeffizienten auch den Makromeren beigegeben, so daß man durch Signifikate auch bei diesen Zellen sofort unterrichtet ist, wie viel Zellgenerationen dieselben bereits geliefert haben. Desgleichen habe ich der Einheitlichkeit halber bei Bezeichnung eines Tochterzellenpaares nur die Lage desselben im Keime, nicht aber deren Größe in Betracht gezogen, so daß eine dem animalen Pol näher gelegene Zelle selbst dann einen kleineren (unpaaren) Exponent erhält, wenn sie auch bedeutend kleiner wäre, als ihre Schwesterzelle.

Die Prinzipien des Wilsonschen Systems an dieser Stelle nochmals auseinanderzusetzen, halte ich für überflüssig, da sie bereits von Conklin und andern Autoren genügend erörtert und klargelegt wurden und die Einzelheiten in deren Arbeiten nachgeschlagen werden können. Es sei nur für die in der Literatur minder bewanderten Leser bemerkt, daß die Bezeichnung der Blastomeren von den vier ersteren Zellen den sog. Makromeren A—D ihren Ausgang nimmt. Die abgeschnürten Mikromerenquartette heißen $1a$—$1d$, $2a$—$2d$ usw. Die Tochterzellen dieser Quartette erhalten Exponente, deren Ziffernzahl zugleich die Zahl der Generationen ausdrückt. Die Zelle $1a$ liefert somit $1a^1$ und $1a^2$, die Zelle $1a^1$ liefert $1a^{11}$ und $1a^{12}$, $1a^{11}$ gibt $1a^{111}$ und $1a^{112}$ usw. Nur bei den Descendenten der sogenannten Urmesodermzelle erleidet diese allgemeine Bezeichnungsregel eine kleine Modifikation.

Die Ausdrücke »läotrop« und »dexiotrop« werden in der allgemein für die Richtung der Spirale angewendeten Weise gebraucht.

4. Abnormitäten.

Wie dies bei den meisten embryologisch untersuchten Mollusken, bei *Neritina* (Blochmann), *Umbrella* (Heymons), *Crepidula* (Conklin), *Planorbis* (Holmes), *Trochus* (Robert) u. v. a., beobachtet wurde, kommen auch bei *Physa* Fälle von abnormer Entwicklung nicht selten vor und würden es sicher verdienen, als Gegenstand einer besonderen Untersuchung behandelt zu werden, insofern sie uns erwünschte Aufschlüsse über den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Entwicklung geben können. Die Abnormitäten betreffen sowohl normal gebildete, d. i. bloß einen einzigen Keim enthaltende, als auch anormale d. i. mehrere Keime enthaltende Eikapseln.

Unter den ersteren kommen besonders in frühen Stadien der Furchung teratologische Gebilde vor; weit seltener in vorgeschrittenen Entwicklungsphasen. Die von mir beobachteten Unregelmäßigkeiten betreffen entweder die Größe der Blastomeren, indem schon die erste Eiteilung auffallend inäqual ausfällt, oder es treten Hemmungen und Unregelmäßigkeiten in dem Teilungsprozeß selbst auf. So gelangte ein Fall zur Beobachtung, wo ein zweizelliges Stadium fünf gut ausgebildete Kerne besaß, von denen zwei in der einen drei in der andern Blastomere lagen; alle Kerne waren gleich groß und lagen dicht nebeneinander in der Nähe des animalen Poles. In einem andern Fall mit drei Blastomeren ist die Teilung der einen Eihälfte offenbar unterblieben und es waren in der betreffenden, merklich größeren Zelle zwei aneinandergedrückte Kerne zu sehen; die beiden andern Zellen, welche der zweiten geteilten Eihälfte entsprachen, waren völlig normal, nur in der Größe etwas ungleich. Es wurden auch multipolare Spindeln oft beobachtet und zwar nicht nur im ungefurchten Ei, was meistens auf Überfruchtung (Polyspermie) zurückgeführt wird, sondern auch in einzelnen Blastomeren älterer Stadien, z. B. eines 4zelligen und eines 24zelligen, wo sich diese Erscheinung eher durch lokale, pathologische Zustände in der Beschaffenheit der Centrosomen, bzw. des Cytoplasmas der betreffenden Zellen erklären läßt.

Auch unter Larven waren öfters mißgebildete Exemplare zu finden, mit buckligen Höckern oder mit enormer Kopfblase und verkümmertem Körper, auch solche ohne Entoderm und Mesoderm. Anenterische Larven sind aus dem Grunde besonders interessant, weil sie mit gesteigerter Energie rotieren und im Innern lose Brocken von Zell- und Dotterelementen enthalten.

In die zweite Kategorie gehören Eikapseln mit zahlreichen Eiern. Während solche mehrkeimige Kapseln bei gewissen Schnecken normal sind, wie z. B. bei *Umbrella*, wo die einzelnen Eikapseln 30—40 Keime umfassen, ist das Verhalten bei *Physa* entschieden teratologisch und gehört zu selteneren Ausnahmen. Es konnten dann in einer gemeinsamen Hülle 2, 6, 11, 14, ja in einem Falle sogar 20 Eikeime gezählt werden. Die Gallertklumpen bleiben dabei normal und enthalten gewöhnlich neben den mehrkeimigen auch gewöhnliche Kapseln mit einzelnen Eiern. In dem erwähnten extremen Falle enthielt das ganze Gelege 14 Eikapseln, von denen eine keinen Keim enthielt, 10 mit je einem, eine mit 2, eine mit 3 und eine mit 20 Keimen besetzt waren. In der letzteren befanden sich 19 Keime im 24zelligen Stadium und schienen in ihrer Entwicklung keine Störung erlitten zu haben, bloß ein Keim ist in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Die gemeinschaftliche Eikapsel war verhältnismäßig sehr groß, so daß die Keime bis zum Larvenstadium genügenden Platz in ihr gefunden hätten;

erst bei weiterer Entwicklung dürfte sich ein Mangel an Raum und Sauerstoff fühlbar gemacht haben. Leider bin ich auf diese Abnormität erst nach Fixierung des Materials aufmerksam geworden. Aus einigen Überresten zerbröckelter Zellen darf geschlossen werden, daß die Zahl der Eikeime in jener Kapsel ursprünglich noch größer war. In den beiden übrigen Kapseln mit 2 und 3 Keimen waren normale 32zellige Stadien zu sehen. Besondere Erwähnung verdient ein Fall wo 17 Keime in einer Kapsel vereint waren. Von einer gemeinschaftlichen Dotterhülle umschlossen lagen sie dicht nebeneinander; sieben Exemplare waren in normaler Weise bis zum Veligerstadium vorgeschritten; zwei in gleicher Entwicklungsphase begriffene Stücke waren mit einem Teile der vegetativen Hälfte miteinander verwachsen und die übrigen haben zwei Drillingsgruppen auf ähnliche Weise erzeugt; beide letzteren waren bis auf die Verwachsungsstelle vollkommen normal ausgebildet (Textfig. 1). Auch in dieser Kapsel befanden sich an einem Pole Überreste von zerbröckelten Keimen angesammelt, die auf eine ursprünglich größere Zahl von Embryonen hindeuten, welche aber auf verschiedenen Entwicklungsstufen im Kampf ums Dasein erlegen sind. Je weiter nämlich die Entwicklung fortschreitet, desto mehr Raum und Luft müssen einzelne Embryonen beanspruchen, um fortkommen zu können, desto mehr Exemplare müssen zugrunde gehen.

Textfig. 1. Abnormität.

Die Ursachen der Erzeugung von mehrkeimigen Eikapseln können sowohl in der Einwirkung äußerer als auch innerer Faktoren gesucht werden. Erstere wirken direkt auf das Wohlbefinden der Tiere und indirekt auf den Vorgang der Erzeugung des Laiches, letztere liegen in irgend welcher Afficierung des ganzen Geschlechtsapparates oder lokaler, momentaner Störung seiner Funktion. Ohne letztere Annahme würde es schwer zu verstehen sein, warum in einem und demselben Gelege die Mehrzahl der Kapseln normal und bloß einige wenige abnorm gebildet sind[1].

Was die anormale Entwicklung von Keimen in normalen Eikapseln betrifft, so kann die Einwirkung äußerer Faktoren experimental nachgewiesen werden. Für *Physa* ist dies zum Teil geschehen, denn es wurde gar oft die Erfahrung gemacht, daß der Laich von Tieren, die absichtlich in ungünstige Lebensbedingungen gebracht, oder bereits erschöpft, oder von Parasiten befallen waren, sich zunehmend anormal entwickelt. Außerdem wurde das Gelege im Seewasser von verschiedener Konzentration gezüchtet und dabei interessante Resultate erzielt, über die ich seinerzeit eingehender zu berichten gedenke. Das Wesentlichste möge schon hier in aller Kürze verzeichnet werden. Setzt man zum Süßwasser 5% Seewasser hinzu, dann geht die Furchung noch ohne merkliche Störung vor sich. In 10%iger Mischung beginnen bereits teratologische Furchungsbilder aufzutreten und werden um so häufiger, je mehr man das Süßwasser mit Salzwasser versetzt. Es hat sich indessen gezeigt, daß die Keime selbst eine 25%ige Mischung vertragen, wenn sie dazu durch ganz

[1] Bemerkenswert ist der Umstand, daß bei *Trochus* (Robert) niemals mehr als ein einziger Embryo in einer Schale angetroffen wird.

allmählichen Zusatz von Seewasser nach und nach vorbereitet werden. Die Entwicklung wird unter der Einwirkung der Salze allerdings stark verzögert. So habe ich im Salzwasser, im Juli, kaum nach 19 Tagen unvollkommen ausgebildete Larven erhalten, während die vollständige Ausbildung unter normalen Bedingungen gewöhnlich nur 4 Tage in Anspruch nimmt. Die Beweglichkeit der Veligerlarven wird ebenfalls durch die Anwesenheit des Salzes beeinträchtigt und verlangsamt. Ältere Stadien, mit Kopfblase und fertigem Velum, unterliegen auch bei fortdauerndem Verweilen in Salzlösungen trotz ausgiebigster Durchlüftung dem Zerfall, es lösen sich unregelmäßige Zellhaufen ab, um selbständig im Eiweiß der Kapsel zu rotieren, selbst einzelne Wimperzellen, — wahrscheinlich isolierte Velarzellen — scheinen ihre Bewimperung zu ergänzen und bewegen sich selbständig nach Art von Infusorien. Diese Vorgänge erinnern einerseits an die Experimente Herbsts über die Disjunktion des Blastomerenverbandes in modifizierten Salzlösungen, anderseits, was noch wichtiger ist, entsprechen sie genau den Erscheinungen, welche zuweilen bei Keimen unter normalen Lebensbedingungen auftreten und auch von Conklin ('97) für *Crepidula* angegeben wurden. Daß aber auch hier vieles von der individuellen Beschaffenheit und Prädisposition der Eizellen abhängt, ergibt sich aus dem verschiedenen Verhalten der Keime desselben Geleges in derselben Salzmischung. Die einen gehen ziemlich bald zugrunde, die andern gedeihen gut bis zur vollkommenen Ausgestaltung. Verschieden sind desgleichen die Umordnungs- und Umdifferenzierungsprozesse, die sich an einzelnen Keimen im Seewasser vollziehen. Manchmal scheint der Organismus gezwungen zu sein, sich einzelner Teile seines Bildungs- und Nährmaterials in Form von Dotterstücken und Plasmaklümpchen zu entledigen, um in dem veränderten Medium das physiologische Gleichgewicht zu bewahren.

In diesem Zusammenhange möge noch bemerkt werden, daß es unter den abgelegten Eiern stets einen Prozentsatz unbefruchteter gibt und daß auch dieser Prozentsatz merklichen Schwankungen unterworfen ist. Auch hier finden unsre oben auseinandergesetzten Annahmen ihre Bestätigung. Während in Gelegen von frischen, lebenskräftigen Tieren taube Eier nur ganz vereinzelt vorkommen, nimmt ihre Zahl gegen das Ende der Laichperiode beständig zu. Dasselbe habe ich an einer befruchteten *Acera bullata* aus der Adria beobachtet, die sich wochenlang im Aquarium hielt und den Laich reichlich abgab. Gegen das Ende der Eiablage wurden sterile Eikapseln von Tag zu Tag häufiger.

Das ungefurchte Ei.

Das Ei von *Physa* ist glänzend hellgelb, fast durchsichtig mit stark vacuolisiertem Plasma, zwischen dessen Maschen die Dotterkörnchen gleichmäßig verteilt erscheinen. Es hat eine länglich eiförmige Gestalt, mißt im langen Durchmesser 0,08–0,1 mm und ist von einer feinen, elastischen Membran umhüllt, welche dem Cytoplasma so dicht anliegt, daß sie erst nach Einwirkung von Reagentien sich abhebt und als eine Membran erkannt werden kann. Ob es aber eine Dottermembran im gewöhnlichen Sinne dieses Wortes ist, kann ich nicht entscheiden. Von ihrer Anwesenheit auf späteren Stadien kann man sich leicht überzeugen, indem sie nach Erreichung

des Gastrulastadiums und beim Beginn der stärkeren Ausbildung der Kopfblase gesprengt und vom Embryo sehr bald samt dem Richtungskörperchen abgestreift wird[1]. Den Vorgang selbst habe ich oftmals beobachtet; das feine Häutchen gleitet nämlich seitwärts vom Keim gleichsam wie von einem schlüpfrigen, langsam anschwellenden Körper herunter. Damit wäre auch der Mechanismus des Abwerfens beiläufig erklärt. Das abgeworfene Häutchen kann man schon bei schwacher Vergrößerung und ohne Anwendung von Reagentien im Eiweiß leicht auffinden, wo es stets als ein feines, glänzendes, gefaltetes Häutchen bis in die spätesten Stadien unverändert verharrt.

Die Existenz einer besonderen Dottermembran scheint mit der Tatsache unvereinbar zu sein, daß die Blastomeren während der Furchung verschiedene Evolutionen machen, einzelne derselben sich über das allgemeine Niveau erheben und allseitige Verschiebungen erleiden, sie muß aber bei *Physa* mit Rücksicht auf das soeben beschriebene Abwerfen eines Häutchens unbedingt angenommen werden, da man es sonst als ein späteres Ausscheidungsprodukt des ganzen Keimes betrachten müßte, was wohl kaum zulässig ist.

Über das Vorkommen einer Dottermembran bei den Gastropodeneiern lauten die Angaben der Autoren sehr verschieden. In einigen Fällen ist sie ganz sicher nachgewiesen worden z. B. bei *Paludina* (Tönniges), in andern soll sie fehlen z. B. bei *Umbrella* (Heymons), *Limax* (Kofoid), *Neritina* (Blochmann), *Trochus* (Robert) usw. Bei den Lamellibranchiern scheint sie allgemein vorzukommen, zumal bei Süßwasserformen; eine Ausnahme bildet *Dreissensia*, bei der Meisenheimer keine Dottermembran finden konnte. Bei den Anneliden wird sie für *Arenicola* (Child) ganz bestimmt angegeben, bei den Rotatorien konnte sie bei *Asplanchna* von Jennings nicht nachgewiesen werden und dieser Autor äußert sich über ihr Vorkommen sehr skeptisch.

Bei der Schwierigkeit der Feststellung der Dottermembran sowohl am ungefurchten Ei als auch an frühen Entwicklungsstadien ist es erklärlich, daß diesbezügliche Angaben oft unbestimmt oder negativ lauten.

Wir wenden uns zu der vielfach diskutierten Frage nach der Orientierung des Eies. Die polare Differenzierung desselben dürfte nach den bisherigen Beobachtungen als eine allgemeine Erscheinung bei Mollusken und Anneliden betrachtet werden.

[1] Derselbe Vorgang findet auch bei *Limnaea stagnalis* statt. Nach eigner Beobachtung.

Bei *Physa* äußert sie sich in einer Ansammlung des Bildungsplasma am oberen Pole, in der Lage der Richtungsspindel in der Polarachse, sowie der Pronuclei nahe dem animalen Pole. Distinkte Achsen von ungleicher Länge, wie sie bei gewissen Anneliden (*Arenicola*, *Sternaspis*) und bei *Asplanchna* Jennings beobachtet wurden, wo nämlich die Polarachse bedeutend kürzer als eine der Querachsen ist, sind bei unsrer Art in der Konfiguration des Eies selbst nicht ausgedrückt. Es scheint aber keinem Zweifel zu unterliegen, daß das Ei schon vor der Befruchtung vollkommen orientiert ist, und nicht erst nach dem Eindringen des Spermatozoons, da dasselbe nach Beobachtungen an *Physa*, *Arenicola* u. a. an beliebiger Stelle stattfinden kann.

Betreffend die Beziehung der Hauptachse des Eies zu den Achsen des künftigen Embryos gelten für *Physa* die für andre Gastropoden festgestellten Normen, d. i. sie entspricht beiläufig der dorsoventralen Achse des künftigen Embryos.

Über die Vorgänge der Reifung und Befruchtung des Eies von *Physa* habe ich gemeinschaftlich mit Kostanecki in einer bereits oben erwähnten, ausführlichen Arbeit ('96) berichtet, glaube somit dieses Kapitel übergehen zu können. Ergänzend mag nur hinzugefügt werden, daß in den meisten Eikapseln sich regelmäßig viele Spermatozoen eingeschlossen finden, öfters ganze Bündel derselben. Man beobachtet in den meisten Eiern, ja sogar an sehr vorgerückten Furchungsstadien bis zur Gastrulation einzelne Spermien mit den Köpfen gegen die Ei- bzw. Keimoberfläche gerichtet, in welcher Stellung sie sich ganz unversehrt erhalten. In dieser Tatsache scheint das verhältnismäßig häufige Auftreten polyspermer Abnormitäten eine Erklärung zu finden.

Es mag noch bemerkt werden, daß in mehreren Fällen die Teilung des Chromatins in einem der Richtungskörperchen festgestellt wurde, was bereits in der oben zitierten Arbeit betont wird.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß der Richtung der Polstrahlen bei Ausbildung der Richtungsspindeln besondere Aufmerksamkeit gewidmet wurde, um zu erfahren, ob diese Richtung nicht etwa die Richtung der künftigen Spiralfurchung bereits andeutet. In den vielen Präparaten, die daraufhin untersucht wurden, konnte indes eine deutliche Ablenkung der rein meridional ausstrahlenden Fasern nicht festgestellt werden[1].

[1] Vgl. die anders lautenden diesbezüglichen Angaben von Kostanecki und Siedlecki ('96).

I. Furchung.

5. Furchungsgeschichte bis 123 Zellen.

Der Furchungsprozeß beginnt bei *Physa* etwa 3 Stunden nach der Ablage des Eies und man findet durchschnittlich bereits nach 4 Stunden die erste Teilung vollzogen[1]. Man darf aber weder für diese noch für die nachfolgenden Teilungen festgesetzte Termine erwarten, da eine mehrjährige Erfahrung mich zur Genüge überzeugt hat, daß der Gang der Furchung von vielen äußeren und inneren Einflüssen abhängig und infolgedessen äußerst großen Schwankungen unterworfen ist. Beispielshalber wollen wir anführen, daß für die Entwicklung vom Ei bis zur vollkommen ausgebildeten Schnecke im kalten Frühjahr 1902 30 Tage, während im Juni desselben Jahres nur 15 Tage erforderlich waren; ein Gastrulastadium entwickelt sich manchmal schon binnen 24 Stunden, wogegen ein andres Mal in dieser Frist kaum ein Stadium von 24—28 Zellen erreicht wird. Man sieht, welch bedeutende Unterschiede im Tempo des Furchungsprozesses die Temperatur allein hervorzurufen vermag[2]. Außer derselben wirken aber auch andre Faktoren bald beschleunigend bald verzögernd auf den Furchungsprozess ein. So wirken heller Sonnenschein, milde Luft, gutes Wasser unbedingt beschleunigend, wogegen regnerisches Wetter, überhaupt niedriger Barometerstand unbedingt verzögernd einwirken. Nebenbei läßt sich die Abhängigkeit des Furchungsganges von inneren Faktoren nicht leugnen, mögen dieselben in der Struktur der Keime selbst oder in der Qualität und Quantität des sie umgebenden Eiweißes, dem Bau der Kapseln, der Befruchtung und andrer uns ebensowenig bekannter spezifischen Eigenschaften der einzelnen Gelege und Keime liegen. Nur dem Einflusse dieser inneren Faktoren ist die Tatsache zuzuschreiben, daß oft unter genau denselben Bedingungen sehr große Unterschiede im Furchungsrhythmus auftreten, die man schlechtweg individuelle Schwankungen zu nennen pflegt. Mit Rücksicht auf diese Schwankungen, mag ihre Ursache in den äußeren oder inneren Faktoren liegen,

---

[1] Bei *Physa heterostropha* beginnt nach CRAMPTON die Furchung erst 5 Stunden nach der Eiablage und 2 Stunden nach dem Ausstoßen des Richtungskörperchens.

[2] Die Abhängigkeit der Furchungsvorgänge von der Temperatur ist nicht nur von mehreren Autoren (FOL, KOFOID, CARAZZI u. m. a.) für Mollusken nachgewiesen worden, sondern überhaupt als eine im Tierreich allgemein verbreitete Erscheinung erkannt.

haben wir es unterlassen die Zeitpunkte zu notieren, in denen dieses oder jenes Stadium erreicht wird und wo wir es ausnahmsweise tun, sind es immer die aus unzähligen Beobachtungen gewonnenen Durchschnittszahlen. Es stellte sich nämlich heraus, daß nach derartigen Zeitangaben die entsprechenden Entwicklungsstadien sich gar nicht identifizieren ließen, und daß sie somit ohne praktischen Wert sind. Einen wissenschaftlichen Wert hätten sie nur dann, wenn man die Abhängigkeit der Dauer einzelner Entwicklungsphasen von den äußeren oder inneren Faktoren genau abzuschätzen imstande wäre.

Um die strenge Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien, die Kontinuität der Entwicklung kennen zu lernen, gibt es keinen andern Weg als denjenigen der Erfahrung.

Im besondern mag hier ein Faktor genannt werden, dessen Einfluß auf die Furchung nach den neulich vorgenommenen Experimenten (Hertwig, Roux, O. Schultze) vielfach diskutiert wurde, nämlich die Schwerkraft. Bei *Physa* scheint jedoch dieser Faktor gar keine richtende Wirkung auf den Furchungsprozeß auszuüben, da der Laich nach vielfachen Beobachtungen sowohl in der freien Natur als auch im Aquarium in allen möglichen Richtungen an Blättern und Stengeln von Wasserpflanzen abgelegt wird, ja die einzelnen Keime in einem und demselben Eiklumpen nach beliebiger Richtung gegeneinander und gegen die Richtung der Schwerkraft orientiert sind, ohne daß infolgedessen ein Unterschied in der Entwicklung hätte bemerkt werden können[1]. Es mag die geringe Größe des Eies zweifellos auch seine Struktur die Ursache sein, daß es keine fixe Stellung während der Entwicklung zu nehmen braucht.

Über anormale Furchungserscheinungen handelt ein vorausgeschicktes Kapitel, hier wollen wir bloß bemerken, daß es dem Geübten keine Schwierigkeit bereitet, die anormalen Bilder auf den ersten Blick zu unterscheiden.

Indem wir nun zur Schilderung des Furchungsprozesses selbst übergehen, mag bemerkt werden, daß er in den Anfangsstadien besonders eingehend am lebenden Objekt studiert wurde. In betreff der Darstellung selbst mag bemerkt werden, daß ich es angezeigt fand, den beschreibenden Teil von den vergleichenden und theoretischen Auseinandersetzungen vollständig zu trennen und die nachein-

---

[1] Dieselbe Beobachtung machte Mead ('95) für die Anneliden *Amphitrite*, *Clymenella* und *Nereis* und Wheeler ('95) für das Ei von *Blatta*.

anderfolgenden Entwicklungsstadien stets in ihrer Gesamtheit zu betrachten, da ich aus eigner Erfahrung weiß, wie schwer sich die Lektüre einer embryologischen Abhandlung gestaltet, wenn die Schilderung der tatsächlichen Befunde durch vergleichende Exkurse, Diskussionen über das Schicksal einzelner Blastomeren oder Quartette u. dgl. unterbrochen wird.

Die erste Teilung.

Das in Teilung begriffene Ei hellt sich zunächst an der animalen Hälfte stark auf, indem sich der ganze Dotter auf der vegetativen konzentriert und einen scharf umschriebenen Kontur zeigt. Kurz vor dem Erscheinen einer Einsenkung am animalen Pole verlängert sich die animale Hälfte des Eies sehr stark in der Richtung eines Querdurchmessers, wodurch das Ei die kugelige Gestalt mit derjenigen eines stumpfen mit der konvexen Basis nach oben gerichteten Kegels vertauscht. Infolge der am animalen Pole beginnenden Einschnürung gewinnt das Ei eine herzförmige Gestalt und sind an demselben in dieser Phase drei Achsen von ungleicher Länge zu unterscheiden. In der längeren von den beiden Querachsen liegt nunmehr die Theilungsspindel horizontal, ganz nahe am animalen Pole. Indem sich die Furche vertieft, werden die Spindelfasern nach dem vegetativen Pole gleichsam herabgedrängt; man sieht sie nämlich am konservierten Material anfangs stark nach dem letzteren ausgebogen, später winklig geknickt. Indessen hat bereits die Regeneration der Kerne begonnen, welche noch immer ihre Lage in der Nähe des animalen Poles zu behaupten streben. Bald wird der Zusammenhang der Spindelfasern mit den letzteren gelockert, es ist dies der Zeitpunkt der Ausbildung des Zwischenkörpers, welcher aber nicht genau in der Hauptachse liegt, sondern merklich seitwärts und zwar nach links während der Zelldurchschnürung verschoben wird (Fig. 1). Mit Rücksicht darauf, daß die beiden ersten Blastomeren nur äußerst selten einen Größenunterschied zeigen, ist die Entscheidung, welche von denselben der vorderen und welche der hinteren Eihälfte entspricht, unmöglich, folglich läßt sich auch die Richtung, nach welcher die Verschiebung des Zwischenkörpers erfolgt, nur nach den Ausnahmsfällen bestimmen. Diese linkseitige Verschiebung des Zwischenkörpers mag vielleicht die Vorbedingung für die nächste dexiotrope spirale Teilung andeuten.

Während die geschilderten Vorgänge der Kernteilung sich abspielen, sieht man die Furche das ganze Ei umgreifen, die Ver-

bindungsbrücke zwischen beiden Eihälften wird immer schmäler, sie entfernen sich gleichzeitig mit ihren animalen Hälften ziemlich weit voneinander, ziehen sich zusammen, runden sich ab und gewähren vorübergehend den Anblick zweier bloß in einem Punkte zusammenstoßender Kugeln. Die Verbindungsbrücke zwischen denselben ist hauptsächlich durch den Zwischenkörper bewerkstelligt und liegt nicht in der Ebene des Äquators der beiden Blastomeren, sondern bedeutend tiefer gegen den vegetativen Pol zu. Der ganze Vorgang dauert durchschnittlich 15 Minuten, das Ei scheint dabei eine Drehung um 90° auszuführen. Nach einer kurzen Pause beginnen die kugeligen Blastomeren in einer rasch zunehmenden Kontaktfläche miteinander zu verschmelzen, so daß sie für einige Zeit das Stadium des ungefurchten Eies vortäuschen, indem sie sich zu einer einzigen vollkommenen Kugel zusammenschließen. Erst bei stärkeren Vergrößerungen überzeugt man sich, daß man es mit einem Zweierstadium zu tun hat und zwar an der feinen Grenzlinie zwischen den Zellen, welche im großen Kreise das Ei umzieht, sowie an den zwei durchschimmernden Kernen, die jetzt nahe dem animalen Pole liegen. Die animalen Hälften sind wieder ganz hell, der Dotter konzentriert sich an den beiden vegetativen Zellhälften. Die Grenzlinie tritt alsbald sehr scharf hervor, denn zwischen den eng verbundenen, nunmehr halbkugligen Blastomeren wird bald Flüssigkeit ausgeschieden, die zuerst einen schmalen, linsenförmigen, von Pol zu Pol ausgedehnten Raum ausfüllt, bald aber fast kugelig wird, währenddem die Blastomeren selbst sich zu hohlen Kugelschalen umgestalten, welche mit sehr feinen, vollkommen durchsichtigen Rändern miteinander an der Keimesoberfläche zusammenhängen. Die Kerne sind jetzt wandständig[1]. In senkrecht zu der Teilungsebene geführtem optischen Schnitt geben die beiden Blastomeren derzeit das Bild zweier mit ihren Hörnern verwachsenen Mondsicheln. Es ist aus den zwei ersten Blastomeren eine zweizellige Blastula entstanden mit kolossaler Furchungshöhle. Um bis zu dieser Phase zu gelangen, braucht das Ei etwa 50 Minuten. Wir wollen gleich bemerken, daß von nun an durch eine lange Reihe von Furchungsstadien das Auftreten und Verschwinden der Furchungshöhle zur Regel wird. Wir nennen dieselbe nach dem Vorgange Kofoids »die periodisch wieder-

[1] Da das Gasteropodenei in dieser interessanten Phase bereits von andern Autoren wie Kofoid, Fr. Schmidt genau abgebildet wurde, so unterlasse ich, die betreffende Abbildung zu geben.

kehrende Furchungshöhle« (»an ephemeral recurrent cleavage cavity«) und werden dieselbe in einem besonderen Abschnitt näherer Erwägung unterziehen.

Die zweite Teilung. Von 2—4 Zellen (Fig. 2—4).

Sobald die Kerne der beiden zu einer Kugel zusammengeschlossenen Blastomeren völlig ausgebildet sind und die Furchungshöhle ihr Maximum erreicht hat, tritt das Ei in die Phase der nächsten Teilung ein. Es sammelt sich nämlich um die beiden Kerne ein feinkörniges Plasma, in welchem bald die Centrosomenstrahlung sichtbar wird, die Furchungshöhle verschwindet plötzlich wie auf einen Ruck, die Blastomeren werden vorübergehend dunkler und beginnen sich in der Richtung der ersten Furchungsebene zu verlängern, gleichzeitig bilden sich neue Teilungsspindeln aus, welche anfänglich vollkommen horizontal und der ersten Teilungsebene parallel liegen. Später sind sie im entgegengesetzten Sinne schief gegen die Horizontalebene eingestellt und zwar so, daß je zwei in der Diagonale gegenüberstehende Spindelpole in einem höheren und je zwei in einem tieferen Niveau sich befinden. Diese Lageveränderung wird aus der Fig. 2 ohne weiteres verständlich, sie zeigt zugleich seichte Einkerbungen an den in Teilung begriffenen Blastomeren, sowie eine bajonettartige Knickung ihrer Verbindungslinie: die frühzeitige Andeutung der oberen Querfurche. Am lebenden Objekt fällt außerdem noch ein ziemlich weiter Hohlraum zwischen den beiden Blastomeren auf.

Betrachtet man den lebenden Keim unmittelbar nach der Ausbildung der Furchungsspindeln, wobei man den animalen Pol nach oben und die erste Furchungsebene parallel zum Beobachter orientiert, so bemerkt man nach einigen Minuten, daß sich seine Lage ändert. Der animale Pol entzieht sich langsam dem Blicke und man bekommt eine schiefe Seitenlage zur Ansicht. Bei tiefer Einstellung überzeugt man sich jetzt, daß die bereits merklich eingeschnürten Zellen nicht mehr in paralleler, sondern in gekreuzter Stellung sich befinden. Sie haben nämlich eine Drehung in der Vertikalebene im entgegengesetzten Sinne ausgeführt und zwar etwa um einen Winkel von 35°. Nach einer kurzen Weile kehrt der Keim in die ursprüngliche Lage zurück und man kann jetzt ganz genau feststellen, daß infolge dieser Drehung das vordere rechte und das hintere linke Teilprodukt sich über die Horizontalebene erhoben hat. Diese höher liegenden Blastomeren, die wir mit *A* und *C* bezeichnen, verbinden

sich bei weiterer centralwärts gerichteten Verschiebung am animalen Pole miteinander, die beiden tiefer liegenden *B* und *D* am vegetativen. Beide Verbindungslinien auf die Äquatorialebene projiciert, kreuzen sich unter einem schiefen Winkel.

Wie aus der obigen Darstellung des Teilungsaktes selbst, sowie aus den Fig. 2 und 3 zu entnehmen ist, erfolgt die Abschnürung der oberen Blastomeren in dexiotroper Richtung, ein Umstand, der die ganze Furchung bei *Physa* als spiralig umgekehrt, »reversed cleavage« Cramptons, charakterisiert.

Der ganze Vorgang von dem Erscheinen der Furchungsspindeln an bis zur völligen Ausbildung des Viererstadiums dauert etwa 25 Minuten.

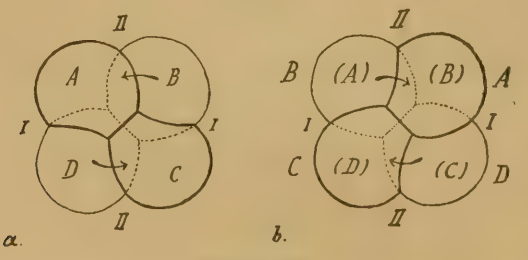
Die weiteren Vorgänge führen nunmehr zur Ausbildung des Ruhestadiums (Fig. 3) und bestehen darin, daß die Kerne bedeutend anschwellen und ein weiter Flüssigkeitsraum entsteht, worauf die vier Blastomeren sich zu einer vollkommenen Kugel zusammenschließen. Die Zusammengehörigkeit der Tochterzellen ist noch in dieser Phase durch den Zwischenkörper nachweisbar (Fig. 4), so daß ein Irrtum in der Signifizierung derselben ausgeschlossen ist. Was das Größenverhältnis der vier ersten Blastomeren betrifft, ist zu bemerken, daß ausnahmsweise $D > B$ und sich schon jetzt als die künftige Urmesodermzelle kundgibt.

Der umgekehrte Furchungsmodus.

Bevor wir zur Darstellung des weiteren Furchungsprozesses übergehen, wollen wir aus weiter unten anzuführenden Gründen den Begriff des umgekehrten Furchungsmodus an dieser Stelle näher erläutern.

Wenn wir bei dem Vorgange der zweiten Teilung eines Gasteropodeneies denjenigen Augenblick einer scharfen Beobachtung unterziehen, wo bereits die Abschnürung der vier Blastomeren angedeutet ist, wenn wir dabei das Ei mit dem animalen Pole nach oben und mit der ersten Furchungsebene parallel zum Beschauer, d. i. von links nach rechts, orientieren, wenn wir ferner die erst angedeuteten Blastomeren im Sinne des Uhrzeigers mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* uns bezeichnet denken, so sind nach den bisherigen Beobachtungen zwei Fälle möglich: entweder erheben sich die alternierenden Zellen *A* und *C* über *B* und *D* oder aber *B* und *D* über *A* und *C*. In beiden Fällen bilden sich nach vollendeter Abschnürung zwischen je einem Paare die sog. Kreuz- oder Polarfurchen, die sich unter

einem annähernd rechten Winkel schneiden, aber im ersten Falle führen die oberen Blastomeren eine Drehung nach links aus, im zweiten nach rechts (vgl. Textfig. 2*a* u. *b*). Vergleicht man ferner die Ruhestadien der so gebildeten Vierergruppen, so sieht man, daß ihre Polarfurchen eine entgegengesetzte Lage haben. Man pflegt diesen Gegensatz in der Lage und der gegenseitigen Bewegungsrichtung mit dexiotroper und läotroper Spirale zu bezeichnen. Zur Erläuterung dieser etwas schwer verständlichen Verhältnisse und zum Verständnisse der spiralen Furchung überhaupt mag noch hinzugefügt werden, daß infolge der oben beschriebenen Verlagerung der Blastomeren die beiden ersten Furchungsebenen aus der Vertikale heraustreten und die Gestalt der Flügel einer vertikal gestellten Schiffsschraube annehmen. Im optischen Horizontalschnitt betrachtet, erscheint infolgedessen jede von ihnen S-förmig geschweift und die



Textfig. 2.

a, Schema der normalen (läotropen) Furchung; *b*, Schema der umgekehrten (dexiotropen) Furchung.

sphärisch dreieckigen Berührungswände der Blastomeren geben ein mathematisch getreues Abbild der Schraubenwindung ab (Fig. 3 und 4, Textfig. 2).

Bei *Physa* und einigen wenigen linksgewundenen Gasteropodenarten[1] ist nach dem Obigen die erste Spirale dexiotrop, während sie bei andern, rechtsgewundenen Gasteropoden läotrop ist. Der erste Furchungsmodus kommt nur ausnahmsweise vor und wird deshalb dem zweiten gegenüber als umgekehrte Furchung, »reversal cleavage« Cramptons, bezeichnet. Wir müssen schon an dieser Stelle hervorheben, daß bei der normalen Furchung die Urmesodermzelle, welche stets hinten links und tiefer als die zweite hintere Zelle gelegen ist, beim gewöhnlichen läotropen Furchungsmodus hinten links zu stehen kommt (bei der Ansicht vom vegetativen Pole aus rechts), während

[1] Bei drei *Physa*-Arten: *Ph. heterostropha*, *Ph. fontinalis*, *Ph. hypnorum*, drei *Planorbis*-Arten und *Ancylus rivularis* Say, im ganzen also bei sieben Arten.

sie bei der umgekehrten Furchung hinten rechts liegt. Demgemäß ist auch die Lage der drei übrigen Blastomeren, bzw. Quadranten, eine umgekehrte und aus diesem Grunde hat Crampton (1894) in seiner Arbeit über *Physa heterostropha* diese Quadranten zwar mit denselben Buchstaben, aber in entgegengesetzter Ordnung, d. i. von rechts nach links, signifiziert, um homologe Teile des künftigen Keimes mit demselben Namen zu belegen, wobei die Urmesodermzelle stets als Zelle *D* bezeichnet wird. Bei Anwendung dieser umgekehrten Bezeichnung wird sich die Zelle *D* stets mittels der vegetativen Polarfurche mit der Zelle *B* verbinden, während das erhöhte Zellenpaar stets die Indices *A* und *C* erhält.

Unsre Auffassung des Gegensatzes in der dextralen und sinistralen Spiralfurchungsform stimmt mit derjenigen Cramptons vollkommen überein und konsequent stimmt auch unsre bildliche Darstellung dieses Gegensatzes mit der seinigen überein[1].

Anders scheint Conklin ('97) diesen Gegensatz zu beurteilen. Denn einerseits hat er in seiner *Crepidula*-Arbeit in beiden Furchungstypen die Quadranten in derselben Ordnung, d. i. im Sinne der Bewegung des Uhrzeigers signifiziert, anderseits gibt er für *Crepidula aduncа* (p. 15, Diagr. 2, a) an, daß die Blastomeren *B* und *D*, welche nach Cramptons und unsrer Auffassung am vegetativen Pol zusammenstoßen und dort eine Polarfurche ergeben, am animalen Pol zusammenhängen und somit *A* und *C* überlagern. Diese Angabe ist um so auffälliger, als bei zwei andern *Crepidula*-Arten die Zellen *A* und *C* die Zellen *B* und *C* überlagern, bzw. am animalen Pol zusammenhängen, wie dies für die meisten Gasteropoden als Regel gilt. Ohne uns auf die Verhältnisse bei *Crepidula aduncа*, die möglicherweise eine Ausnahme bildet, näher einlassen zu wollen, heben

[1] In meiner vorläufigen Mitteilung wurden die beiden vorderen Quadranten mit *b* und *c* anstatt mit *a* und *b* bezeichnet, welcher Irrtum keineswegs auf einer falschen Bezeichnung der Richtung der Spirale, wie es Robert S. 224 vermutet, sondern einfach auf einem Schreibfehler beruht. Es wäre selbst bei richtiger Bezeichnung der Quadranten die Ableitung des sekundären Mesoderms von den Quadranten *b* und *c* ebenfalls falsch gewesen, da die Mesodermanlage asymmetrisch wäre, was bei *Physa* nicht der Fall ist. Die Orientierung des Viererstadiums war in meinen Zeichnungen von Anfang an ganz korrekt und die obige kritische Auseinandersetzung wurde lange vor dem Erscheinen der Robertschen *Trochus*-Arbeit abgefaßt, wiewohl sie erst jetzt in die Öffentlichkeit gelangt. Robert führt für seine Ansicht keine weiteren Gründe an, als daß ihm die Nomenklatur Cramptons rationeller erscheint. Casteel (Fiona 04), der sich demselben in dieser Beziehung anschließt, stützt seine Ansicht auf den inversen Bau der Eizelle der sinistralen Gasteropoden.

wir an dieser Stelle hervor, daß allem Anschein nach Holmes durch Conklins Darstellung beeinflußt wurde und unbekümmert um Schemen Cramptons die vier ersten Blastomeren bei *Planorbis*, welche ebenso wie bei den drei *Physa*-Arten umgekehrte Furchung (mit rechts liegender Urmesodermzelle) besitzt, anstatt in umgekehrter Richtung, in einer für den normalen Typus der Spiralfurchung angenommenen Richtung von links nach rechts signifiziert. Um also die Blastomere *D* an die rechte Seite zu bringen, mußte er die betreffende Figur um 90° nach links umdrehen. Infolgedessen wurde jedoch die Lage der andern Blastomeren in unrichtiger Weise verändert, so zwar, daß die Zellen *A* und *D* nach hinten, dagegen *B* und *C* nach vorn zu liegen kamen, was unbedingt falsch ist, da doch, wie es Robert ('03) S. 224 ganz zutreffend bemerkt, nach der ersten Teilung in der vorderen Eihälfte *A* und *C* und in der hinteren *B* und *D* enthalten sind, die nach ihrer Abtrennung bei der zweiten Teilung in denselben Eihälften verbleiben und nicht von vorn nach hinten oder umgekehrt herüberwandern können, wie sich dies Holmes vorgestellt haben mochte. Seine Signifizierung der Blastomeren in der Ordnung von links nach rechts schien uns nichtsdestoweniger in einer gewissen Hinsicht doch einige Berechtigung zu haben. Um uns zu überzeugen, ob dies wirklich der Fall ist, haben wir folgenden Versuch gemacht. Wir bezeichneten bei *Physa* die vier ersten Blastomeren in derselben Ordnung, wie es Holmes tut und versuchten nach der für diese Form durch genaue Beobachtung festgestellten Norm das 24-zellige Furchungsstadium zu konstruieren, doch sind wir dabei zu dem sonderbaren Resultate gelangt, daß wir nicht nur einzelne Zellen von unrichtigen Mutterzellen ableiten, sondern auch an der vegetativen Seite die Makromeren *A* und *C*, anstatt *B* und *D* mit der Polarfurche verbinden mußten. Da man aber in den betreffenden Figuren bei Holmes ('900) (Taf. XVIII, Fig. 10) dennoch *B* mit *D* verbunden findet, so macht es unser Versuch wahrscheinlich, daß derselbe gewisse Teilungsrichtungen, z. B. diejenige beim Übergang vom 12-zelligen in das 16-zellige Stadium die Teilung des ersten Ectomerenquartettes, vielleicht ohne dessen gewahr zu werden, als dexiotrop, statt läotrop aufgefaßt hat.

Sein Verfahren erweist sich somit, sowohl theoretisch erwogen als auch praktisch nachgeprüft, als unrichtig.

Über die Ursachen der entgegengesetzten Drehungsrichtung beim dexiotropen Furchungsmodus wird in einem späteren Kapitel gehandelt. An dieser Stelle möchten wir des Zusammenhanges halber

noch dem Probleme der Identität des vierzelligen Furchungsbildes bei verschiedenen Tiergruppen einige Worte widmen.

Das vierzellige Furchungsbild mit den typischen gekreuzten oder parallelen Polarfurchen kommt bekanntlich nicht nur in der Ontogenie der Mollusken und Anneliden ganz allgemein vor, sondern es wurde auch bei Formen mit holoblastischen Eiern in allen übrigen Tiergruppen nicht selten beobachtet.

Die allgemeine Verbreitung und die vollkommene Identität dieses Furchungsbildes bei systematisch weit entfernten Typen legte den Gedanken nahe, daß seiner Ausbildung dieselben Ursachen zugrunde liegen, die aber keineswegs auf eine spezifische »vitale« Natur der Organismen, sondern auf allgemeine, physikalische Notwendigkeit zurückzuführen wären. Es erschien somit seit langem als eine sehr verlockende Aufgabe, den Vorgang physikalisch zu analysieren. Nachdem die darauf gerichteten Bemühungen neulich von Robert ('03) in seiner *Trochus*-Arbeit S. 45 u. ff. eingehend besprochen worden sind, halten wir es für überflüssig, auf dieselben nochmals einzugehen, zumal sich aus der Zusammenstellung der bisher geäußerten Ansichten keine neuen Gesichtspunkte gewinnen lassen. Es mag also nur zusammenfassend festgestellt werden, daß bislang trotz der gelungenen Experimente eine eindeutige Erklärung nicht erzielt wurde. Selbst Robert, dem es wohl zum erstenmal geglückt ist, alle bisher bekannten Varietäten des vierzelligen Furchungsbildes, sowie der nächstfolgenden Stadien bis zum 16-zelligen[1] mit aller Genauigkeit an Seifenblasen nachzubilden, ist zu der Einsicht gelangt, daß man »un tout autre ordre d'actions que les forces purement physiques« annehmen muß, um die Orientierung der ersten Furchungsebenen, sowie die relative Länge und Lage der Polarfurchen zu erklären. Dies ist auch unsre Überzeugung. Ohne die selbstverständliche Einwirkung rein physikalischer Momente, wie dieselben bei keinem materiellen Geschehen ausgeschaltet werden können, in Abrede zu stellen, sehen wir uns ebenfalls genötigt, anzunehmen, daß die Furchung, von den frühesten Stadien angefangen, durch die spezifische Beschaffenheit der Eizelle geleitet wird. Das Walten rein physikalischer Momente einmal angenommen, müßte man auch die komplizierte Anordnung der Zellen in den späteren Stadien aus dem Spiele äußerer Faktoren herleiten, da dieselbe in sehr zahlreichen

[1] Vgl. l. c. die photographischen Aufnahmen Taf. XII, Fig. 1—12.

Fällen ebenfalls identisch ist. Wir brauchen nur auf das 24-zellige Furchungsbild, auf die regelmäßige Abgabe von drei sog. Ectomerenquartetten, auf die Kreuzfigur u. dgl. mehr hinzuweisen. Wir möchten also beim Zustandekommen auch der einfachsten Furchungsbilder der Capillarität als solcher lediglich einen sekundär determinierenden Einfluß einräumen. Wer den Vorgang der Vierteilung Schritt für Schritt verfolgt und die Drehung der Spindeln, sowie die starke Lageverschiebung der eingeschnürten Zellen scharf beobachtet hat, der wird gewiß unsre Auffassung billigen.

Im übrigen halten wir diese Frage für gegenstandslos, nachdem es auf experimentellem Wege unmittelbar nachgewiesen werden konnte, daß das Zellplasma beim Teilungsprozesse eine aktive Rolle spielt[1].

Nach diesem Excurs kehren wir zur weiteren Darstellung des Furchungsprozesses zurück.

Das erste Quartett von Ectomeren. Von vier bis acht Zellen (Fig. 5, 6).

Das soeben beschriebene Ruhestadium ist nur von kurzer Dauer (etwa 30 Minuten), worauf die Furchungshöhle verschwindet, die Blastomeren sich in die Länge strecken und am vegetativen Pole voneinander entfernen. Zugleich verschieben sie sich gegenseitig in entgegengesetzter Richtung des Uhrzeigers von rechts nach links, was sowohl vom animalen Pole aus als auch in der Seitenansicht zum Ausdruck kommt (Fig. 5). Durch diese aktive Bewegung der Blastomeren wird die Lage ihrer Tochterzellen früh vorbereitet. Die Teilungsspindeln erscheinen in den vier Blastomeren selten synchron, meist successive, ohne bestimmte Ordnung einzuhalten, und stimmen in ihrer schiefen, von rechts nach links geneigten Lage mit der Drehungsrichtung der Blastomeren überein. In der Phase der Abschnürung selbst stehen die kleinen, knospenähnlichen Tochterzellen merkwürdigerweise eine Zeitlang genau über den Mutterzellen; erst nach vollzogener Teilung und Rekonstruktion der Kerne gelangen sie in ihre definitive, in bezug auf die Mutterzellen läotrope Lage (Fig. 6). Nach kurzer Zeit schließen sich die acht Blastomeren zu einer Kugel zusammen und es kommt wieder zur vorübergehenden Ausbildung der »ephemerischen« Furchungshöhle. Die vier neugebildeten Zellen

[1] Vgl. T. Garbowski, Über parthenog. Entw. der Asteriden. Extr. Bull. Ac. Sc. Cracovie 1904.

1*a*—1*d* haben eine Verschiebung gegen ihre Mutterzellen erfahren, ihre Polarfurche bildet mit derjenigen des vegetativen Poles einen Winkel von ungefähr 30°.

Einer sehr eigentümlichen Erscheinung müssen wir noch gedenken, bevor wir zur Schilderung der weiteren Furchung übergehen. Während sich nämlich die Teilungsspindeln für die Teilung in acht Zellen anlegen, wird der ganze Dotter, ebenso wie auf früheren Stadien, gegen den vegetativen Pol zurückgedrängt, wo er sich auf einer scharf umschriebenen Stelle konzentriert. Betrachtet man nun einen Schnitt von einem solchen Stadium unter starker Vergrößerung, so bemerkt man, daß in der einen Sphäre, und zwar derjenigen, die gegen die vegetative Eihälfte zugekehrt ist, zahlreiche Körnchen verschiedener Größe angesammelt sind, die während des Diasterstadiums bis an die Oberfläche der Zelle verdrängt werden (Fig. 1 u. 5, Taf. XXVII). An der andern Sphäre sind sie gar nicht zu finden. An Totalpräparaten sieht man in dieser Phase am vegetativen Pole knapp unter der Oberfläche in jeder der vier Makromeren einen Fleck von unregelmäßigem Kontur, der fast genau über der Kernspindel, bzw. über dem Kern (vor der Ausbildung der letzteren) liegt (Fig. 2, Taf. XXVII). Diese vier Flecken sind nach Ablauf der Teilung ganz charakteristisch gruppiert, wie dies aus der Fig. 4, Taf. XXVII, zu entnehmen ist. Es liegen nämlich, sowohl an diesem Stadium wie an allen nächstfolgenden bis zum 24zelligen, zwei derselben längs der vegetativen Polarfurche ausgebreitet, während die zwei andern sich in den Ecken befinden, welche an beiden Enden der Polarfurche durch die Grenzlinien der Makromeren *A* und *C* gebildet werden (Taf. XXVII, Fig. 6).

Ohne an dieser Stelle auf die nähere Beschreibung dieser, unsres Wissens bei Mollusken zum ersten Male beobachteten Gebilde[1] einzugehen, wollen wir sie mit Rücksicht auf ihr ähnliches Verhalten während der Zellteilung mit analogen Körnchengruppen bei *Cyclops* mit Häcker ('99) »Ectosomen« nennen.

Die Ectosomen erscheinen zwar bereits in der Übergangsphase vom 2—4zelligen Stadium, jedoch nur als verstreute Körnchen, die leicht der Beobachtung entgehen; am vierzelligen Ruhestadium sind sie am vegetativen Pole nur schwach angedeutet, erst während der Vorbereitungsphase zur Teilung in acht Blastomeren treten sie mit aller Schärfe zum Vorschein, weshalb wir über dieselben erst jetzt zum ersten Male berichten. Von dem achtzelligen Stadium an bis

[1] Dieselben wurden bereits von mir im Jahre 1900 beschrieben. Vid. Refer. Dr. Garbowski's Zool. Centralbl. 1901. p. 120.

zum 24zelligen erscheinen sie, wie bereits erwähnt wurde, in derselben Lage und mehr oder weniger auch in derselben Gestalt jedesmal während der Übergangs- und Ruhestadien (vgl. Taf. XXVII, Fig. 4 u. 6).

Das zweite Quartett von Ectomeren. Von acht bis zwölf Zellen (Taf. XVIII, Fig. 7, 8).

Bei mehreren Gasteropoden folgt in der Regel auf das Stadium von acht Zellen unmittelbar dasjenige von 16 Zellen, während das 12zellige Stadium nur eine vorübergehende Erscheinung bildet. Bei *Physa* müssen wir nach zahlreichen Beobachtungen die Ausbildung eines 12zelligen Ruhestadiums als Regel, dagegen den direkten Übergang vom 8—16zelligen Stadium als Ausnahme betrachten. Unsre Fig. 7, 8 führen eben einen solchen Ausnahmsfall vor. Man sieht, daß die Abschnürung des zweiten Quartetts $2a$—$2d$ kaum erfolgt, als das erste Quartett bereits Spindeln ausgebildet hat. Sonst finden wir dieses Quartett meistens in Ruhe zu einer Zeit, wo das zweite Quartett seine Kerne bereits rekonstruiert hat.

Die Zellen des zweiten sind kleiner als die Makromeren, jedoch bedeutend größer als die des ersten und werden in dexiotroper Richtung abgegeben[1] (Fig. 7, 8).

Teilung des ersten Ectomerenquartetts von 12—16 Zellen. Taf. XVIII, Fig. 7—10.

Das 16zellige Stadium wird durch die inäquale, läotrope Teilung des ersten Quartetts ($1a$—$1d$) in $1a^1$, $1a^2$—$1d^1$—$1d^2$ erreicht. Bald nach der Abtrennung der neuen Blastomeren bildet sich eine geräumige Furchungshöhle aus und es tritt eine längere Ruhepause ein, während welcher sich die nächsten Teilungen vorbereiten. Das Ei gewinnt während derselben abermals eine beinahe vollkommen kugelige Gestalt, die Außenwände der den Keim zusammensetzenden 16 Blastomeren scheinen eine ununterbrochene Kugelfläche zu konstituieren; ihre feinen Konturen werden nur bei entsprechender Beleuchtung erkannt. Am vegetativen Pole treten jetzt neben der Polarfurche die bereits oben erwähnten Ectosomen in sehr deutlichen Konturen und in ihrer charakteristischen Lage zum Vorschein.

Bevor wir zur Schilderung des weiteren Furchungsprozesses übergehen, wollen wir noch auf die Bemerkung zurückkommen, welche wir bei Beschreibung der zweiten Teilung über die Art und Weise

[1] Nach dem Übergang in das Ruhestadium erscheinen auch hier in den Makromeren die schon erwähnten charakteristischen Ectosomen.

der Signifikation der Makromeren gemacht haben. Wir haben nämlich dort gesagt, daß Holmes die Teilung des ersten Ectomerenquartetts bei *Planorbis* in unrichtiger Weise als dexiotrop anstatt läotrop aufgefaßt hat. Dieser Irrtum ist leicht zu entschuldigen, da die bei Beurteilung der Furchungsrichtung als maßgebend geltenden Prinzipien sehr oft irre leiten, wie dies jedermann an sich selbst erfahren haben mag. Ohne uns in eine nähere Auseinandersetzung dieser Prinzipien einlassen zu wollen, möchten wir an dieser Stelle bloß mit Nachdruck betonen, daß für uns neben der Richtung der Spindelachse besonders die Richtung maßgebend war, in welcher die Tochterzelle verschoben wird, was am besten erst während der Metakinese oder sogar nach vollzogener Teilung beurteilt werden kann, wie dies Conklin ('97) ganz zutreffend S. 59 hervorhebt. Nach diesen Anhaltspunkten haben wir uns auch im vorliegenden Falle gerichtet und halten unsre Auffassung der Teilungsrichtung im ersten Quartette für ganz korrekt.

Das dritte Quartett von Ectomeren. Teilung des zweiten Quartetts. Von 16—24 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 12—15).

Es gelangen jetzt acht Zellen auf einmal zur Teilung, die vier Makromeren $2A$—$2D$ und die Ectomeren $2a$—$2d$. Die Teilung kann in zwei Modifikationen vor sich gehen: Entweder teilen sich zunächst bloß die Makromeren und es entsteht vorübergehend ein 20zelliges Stadium, was als eine Ausnahme, oder aber teilen sich die genannten acht Zellen gleichzeitig, was als Regel gelten kann. Es wird auch im letzteren Fall die Synchronie nicht ganz genau eingehalten, da die Makromeren in der Regel sich bereits in der Metaphase befinden, bevor noch die Zellen des zweiten Quartetts ihre Spindeln ausgebildet haben. Trotz dieser Verspätung holen sie aber schließlich die Makromeren in der Teilung ein. Letztere ist in allen acht Zellen inäqual und läotrop. Der wichtigste Erfolg dieser Teilung ist die Abgabe des dritten und zugleich letzten Quartetts von Ectomeren.

Aus der Tatsache, daß die Abgabe des ersten Quartetts in läotroper, die des zweiten in dexiotroper und des dritten wieder in läotroper Richtung erfolgt, ergibt sich eine Alternierung der Spirale, die für alle Gasteropoden charakteristisch ist.

Als seltene Ausnahme von dem soeben beschriebenen Teilungsmodus fand ich einen direkten Übergang vom 12zelligen Stadium zum 24zelligen. Es bilden nämlich alle 12 Zellen fast gleichzeitig die Spindeln aus, jedoch wird die definitive Teilung keineswegs auf

ein Tempo vollzogen, sondern in kurzen Intervallen, so daß ohne Einschiebung eines distinkten Ruhestadiums ein 16, 20 und 24zelliges Stadium schnell aufeinander folgen. Diese Modifikation ändert gar nichts an dem Endresultate, nämlich an der Art und Weise der Anordnung der 24 Blastomeren. Ihre Lagebeziehungen bleiben dieselben. Nach vollzogener Teilung der beiden unteren Quartette haben nämlich die 24, nunmehr in sechs Etagen liegenden Zellen eine solche Stellung angenommen, daß jede von ihnen vom animalen Pole aus sichtbar ist. Es ist dies die möglichst günstige Lage derselben sowohl gegeneinander als auch gegen die Umgebung.

Beim Übergang in das Ruhestadium ändert sich das Aussehen der Furchungshöhle vollständig. Während sie kurz nach der letzten Teilung sehr geräumig war, beginnt sie jetzt bald anscheinend zu schwinden, in der Wirklichkeit aber wird sie in mehrere Spalträume zerlegt, indem seitens aller 24 Zellen lange Fortsätze nach dem Centrum des Keimes ausgesandt werden, die insgesamt den centralen Gipfeln der vier Makromeren zustreben. Letztere sind die massivsten, besitzen eine stumpfkegelförmige Gestalt und lassen zwischen einander keine freien Spalträume übrig. Die Makromeren repräsentieren in diesem Zeitpunkte die Hauptreservoire der deutoplasmatischen Substanz, während die übrigen 20 Blastomeren bloß feinkörniges Plasma enthalten. Der Keim ist somit von der animalen Hälfte hell, von der vegetativen dunkel. Sobald sich die erwähnten Fortsätze in der Mitte des Keimes begegnet haben, wird ein merkwürdiger Prozeß eingeleitet. Die Ectosomen, welche bis zu diesem Zeitpunkte ihre charakteristische Lage an den Seiten und Ecken der Polarfurche behauptet haben (Taf. XXVII, Fig. 6) und in allen bisherigen Generationen unmittelbar unter der Oberfläche zu sehen waren, verschwinden auf einmal und beginnen, wie dies aus den Fig. 7—11, Taf. XXVII, zu ersehen ist, ihre Wanderung von der Oberfläche gegen das Centrum des Keimes, und zwar in der Richtung der Hauptachse. Alle Bilder sprechen für eine passive Verlagerung derselben. Man findet nämlich die Körnchengruppen an Schnitten naheliegender Phasen fast immer in derselben Form auf verschiedenen Etappen zwischen der vegetativen Oberfläche des Eies und der Spitze der vier centralen, von den Makromeren gebildeten Kegel (Taf. XXVII, Fig. 7—11). Der Transport der Körnchen scheint langsam vor sich zu gehen, da man sonst diese Gebilde nicht so oft zu Gesicht bekäme. Sie erreichen die nach dem Eicentrum konvergierenden Spitzen der Makromerenkegel fast gleichzeitig, scheinen somit ihren kurzen Weg mit glei-

cher Geschwindigkeit zurückzulegen, da man sie an verschiedenen Punkten jener Strecke mehr oder weniger zu gleicher Zeit findet[1]. Am Endziele, d. i. an der Spitze der vier Makromerenkegel, angelangt, lassen sie sich hier ganz deutlich mittels aller kernfärbenden Stoffe nachweisen, jedoch nur während einer kurzen Zeit, denn alsbald verschwinden sie vollständig und definitiv. Offenbar gehen sie in eine andre Form über, höchstwahrscheinlich werden sie aufgelöst und auf einige oder alle Zellen des Keimes mittels deren zentripetaler Fortsätze verteilt. Ob auf alle oder bloß auf einige, konnte nicht entschieden werden, da sie sich nach ihrem Verschwinden nicht mehr durch Tinktionsmittel als distinkte Körnchen nachweisen ließen. Aus der Erscheinung, daß in dem Sammelpunkte der Fortsätze aller 24 Blastomeren ein stark vacuolisierter Raum (Taf. XXVII, Fig. 11) entsteht, der wie es scheint, hauptsächlich aus den Endstücken der von den acht centralen Zellen ausgehenden Fortsätze gebildet wird, ist zu folgern, daß jene Fortsätze wahrscheinlich die rätselhaften Einschlüsse in sich aufnehmen. So viel wenigstens an entsprechend tingierten Präparaten bemerkt werden konnte, färben sich die centralen Spitzen jener Zellen, besonders die massiveren Fortsätze der vier apicalen Zellen $1a'$—$1d'$ intensiv mit Fuchsin (Taf. XXVII, Fig. 10), ähnlich wie das Plasma tätiger Drüsenzellen; man sieht ferner, daß nach Färbung mit Methylenblau-Fuchsin diese Spitzen in einer bestimmten Phase einen blauen Ton annehmen, ebenso wie die verschwundenen Körnchen. Diese Bilder sprechen zugunsten der Ansicht, daß bloß einige Zellen und vorzüglich diejenigen des ersten Quartetts, welchen die wichtige Aufgabe der Erzeugung des ganzen Kreuzes obliegt, einen Stoff aufnehmen oder richtiger von den vier Makromeren übernehmen, der für ihre spätere Funktion von Belang ist. Ob es ein Nährstoff oder irgendein spezifischer Stoff ist, läßt sich schwer entscheiden, desgleichen ob er von den Makromeren bloß dargereicht oder gegen einen andern ausgetauscht wird. Die tinktionellen Eigenschaften der in Rede stehenden Dotterelemente weisen darauf hin, daß wir hier mit einem von den gewöhnlichen hellgelben Dotterkörnchen des *Physa*-Eies entschieden verschiedenen Stoffe zu tun haben, durch dessen Aufnahme bzw. Abgabe gewisse Zellen des 24zelligen Stadiums sich qualitativ ändern,

[1] An manchen Schnitten sieht man sie in Gestalt von Körnchenkugeln, an andern als unregelmäßige vom vegetativen Pol gegen das Centrum hinziehende Körnchenstreifen (Fig. 8).

daß wir somit einen exquisiten Differenzierungsprozeß der Blastomeren vor uns haben.

Die oben beschriebenen Vorgänge liefern zugleich den Beweis, daß das 24-zellige Ruhestadium unter allen wohl das längste und in mancher Hinsicht sehr charakteristische, bloß in bezug auf den Furchungsprozeß als eine Ruhepause angesehen werden kann, denn vom physiologischen Standpunkte aus scheint es die Phase einer gesteigerten Tätigkeit aller Zellen zu sein. Als Resultat der letzteren kann nicht nur die erwähnte Differenzierung der Ento- und Ectomeren, sondern auch diejenige der Urmesodermzelle $3D$ angesehen werden. Diese Zelle zeichnet sich nämlich sehr bald durch ihre Vorwölbung am vegetativen Pole unter den übrigen drei Makromeren aus, desgleichen an Schnitten durch ihren sehr massiven, stumpfkegelförmigen centralen Fortsatz, der von Fortsätzen der Ectomeren umgeben wird (Taf. XXVII, Fig. 10). Von einer strengen Sonderung der drei Keimblätter ist auf diesem Stadium noch keine Rede, indem — wie wir an entsprechenden Stellen Gelegenheit haben werden zu zeigen — sowohl die sogenannte Urmesodermzelle als mehrere andre Zellen noch fremdes Material mitführen, dessen sie sich erst bedeutend später entledigen. Für die regen Wechselbeziehungen unter den Zellen sprechen außer den beschriebenen Vorgängen die außerordentlich zarten, plasmatischen, die Blastomeren miteinander verbindenden Brücken, die besonders in diesem Stadium an Präparaten, die in Flemming'scher Mischung oder in Sublimat fixiert waren, mit großer Deutlichkeit wahrzunehmen sind. Auch an späteren Stadien ist aus den zahlreichen stärkeren und zarteren Verbindungsbahnen, die zwischen einzelnen Blastomeren und ganzen Zellengruppen für längere oder kürzere Dauer hergestellt werden, zu schließen, daß ein reger Verkehr zwischen den Teilen des Keimes stattfindet.

Allgemeines über die Ectosomen.

Um mit den Ectosomen gleich hier abzuschließen, müssen wir denselben noch einige vergleichende Beobachtungen widmen.

Ähnliche Gebilde sind bereits in andern Tiergruppen beobachtet worden. Jennings ('96) beschreibt bei *Asplanchna* distinkte sphärische Körnchen, welche am Stadium von acht Zellen noch unregelmäßig im Dotter einer einzigen Zelle $d^{4.1}$ (unsre $1D$) zerstreut liegen, später aber bei jeder Teilung auf der freien ventralen Oberfläche der Mutterzelle sich konzentrieren. Erst kurz nach Erreichung des 32-zelligen Stadiums, in welcher Phase die siebente Teilung von d stattfindet,

beginnt ihre Wanderung von der ventralen vorderen nach der dorsalen hinteren Fläche der Zelle $d^{7.1}$. Das Endziel dieser Wanderung wird bald bei der achten Teilung dieser Zelle erreicht, wobei die von diesem Autor als »clouds of granules« bezeichneten Körnchengruppen in die kleinere Descendentin $d^{8.2}$ herüberwandern und anfangs einen äquatoriellen Ring um den Kern derselben bilden, sich aber bald in zwei polständige Gruppen auflösen. Diese Zelle wird von JENNINGS als die Entodermzelle betrachtet.

Die weiteren Schicksale der »clouds of granules« sind JENNINGS unbekannt geblieben, desgleichen wird über ihre Abkunft keine Angabe gemacht, außer daß sie als Konzentrationen im Dotter entstehen. Ihre Bedeutung für den Furchungsprozeß liegt nach JENNINGS in dem handgreiflichen Differenzierungsvorgang in den sie einschließenden Zellen.

Mit den Körnchengruppen von *Asplanchna* können nach HÄCKER die von ihm als »Ectosomen« bei *Cyclops* beschriebenen Gebilde verglichen werden. Es sind dies zahlreiche, rundliche, verschieden große Körnchen, welche »jeweils um den einen Pol der zur Keimbahn gehörigen Teilungsfigur geschart sind und eine große Affinität zu roten Farbstoffen bekunden, während die Chromosomen blaue Farbstoffe aufnehmen«.

Sie erscheinen zum erstenmal im Asterstadium der ersten Furchungsteilung an der Basis der einen Sphäre, verteilen sich darauf außerhalb derselben in ihrem ganzen Umkreise und verbleiben hier noch während des Diasterstadiums. Nach der Neubildung der Tochterkerne treten an ihre Stelle einige größere Brocken auf, welche in der Nachbarschaft der Kerne zwischen den Dotterschollen eingebettet sind. Während der Ruhestadien verschwinden die Brocken vollständig.

Ganz dieselbe Erscheinung wiederholt sich an allen späteren Stadien bei der Teilung der Keimbahnzellen, und erst bei den zwei letzten Teilungen, aus denen die primäre Urgenitalzelle und die beiden definitiven Urgenitalzellen hervorgehen, ändert sich das Bild insofern, als die Ectosomen, nicht wie in allen vorhergehenden Teilungen, um den einen Spindelpol geschart, sondern im ganzen Umkreis der Teilungsfigur im Cytoplasma verbreitet sind.

HÄCKER faßt die Ectosomen als Abkömmlinge der Nucleolen auf und dementsprechend die Vorgänge in den Keimbahnzellen als Ausdruck einer eigentümlichen Differenzierung ihrer Kerne, deren Chromatinsubstanz andre Qualitäten als die der übrigen Kerne besitzt.

Diese Auffassung führt zur Annahme »eines besonderen Kernplasmas der Keimbahnzellen und einer durch äußerliche Vorgänge nachweisbaren Kontinuität des Keimplasmas«.

Auf die Erklärung Häckers der einseitigen Lagerung der Ectosomen im Umkreis der einen Sphäre wollen wir hier nicht näher eingehen und verweisen auf die diesbezüglichen Ausführungen desselben S. 237—238.

Die »Ectosomen« von *Physa* sind denjenigen von *Cyclops* eben nur in bezug auf diese einseitige Lagerung im Umkreis der einen Sphäre ähnlich, weshalb wir für dieselben die Bezeichnung Häckers adoptiert haben. Sie unterscheiden sich sonst von den letzteren in mehrfacher Beziehung. Wie aus Fig. 1, Taf. XXVII, zu ersehen ist, liegen sie im Asterstadium nicht an der Basis der Sphäre wie bei *Cyclops*, sondern außerhalb derselben im Dotter eingebettet, dagegen sind sie während der Neubildung der Tochterkerne in der Sphäre selbst gruppiert (Fig. 5). Ferner verschwinden sie während der Ruhestadien der Kerne nie vollständig, sondern treten im Gegenteil sehr deutlich hervor (Fig. 6). Schließlich zeigen sie eine Neigung zur Aufnahme und Festhaltung blauer Farbstoffe wie die Chromosomen (Methylenblau, Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin) und nicht wie diejenigen von *Cyclops* zur Aufnahme von roten Farbstoffen. Mit Rücksicht auf diese letztere Eigenschaft dürften sie also eher als Abkömmlinge des Chromatins als diejenigen der Nucleolen angesehen werden.

Wenn also zwischen den Ectosomen von *Cyclops* und *Physa* eine äußerliche Ähnlichkeit nicht zu verkennen ist, so scheinen es doch spezifisch andre Gebilde zu sein, worauf auch ihre ganz verschiedenen Endschicksale hinweisen. Bei *Cyclops* gehen sie nämlich, wie bereits erwähnt wurde, in den Urgenitalzellen, bei *Physa* in den Ectodermzellen auf. Sehr charakteristisch für die Ectosomen der letzteren Form ist der Umstand, daß sie in den Entodermzellen, bzw. der Entomesomere nur so lange verbleiben bis das dritte Quartett von Ectomeren abgegeben worden ist. Erst jetzt folgt gleichsam der Schlußakt der Differenzierung des Entomesoderms, die in der Entfernung eines überflüssigen Stoffes sich kund gibt. Auch bei *Asplancha* ist es die Mutterzelle des Entoderms, welche schließlich die »clouds of granules« aufnimmt, deren Endschicksale jedoch unbekannt sind.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich in beiden Fällen nur um eine besondere Erscheinung des Stoffwechsels handelt. Zurzeit

können wir freilich über das Wesen der Körnchengruppen nichts Positives aussagen.

Es mag noch zum Schluß hinzugefügt werden, daß die bei *Physa fontinalis* beobachteten Vorgänge sich genau in derselben Weise bei *Physa hypnorum* abspielen, woraus gefolgert werden darf, daß die Erscheinung der Körnchengruppen unter den Gasteropoden verbreitet ist. Vielleicht gehören in dieselbe Kategorie die von Blochmann bei *Neritina* beobachteten, stark lichtbrechenden Körnchen, welche bereits in den beiden ersten Furchungszellen erkennbar sind und bis zu ihrem Übergang in die Velarzellen verfolgt werden konnten. In der Arbeit Fujitas ('04), die ich soeben erhielt, finde ich in den Fig. 8—14, welche das 4—16zellige Furchungsstadium von *Siphonaria lepida* darstellen, an dem vegetativen Pole je vier an der Polarfurche liegende Körper eingezeichnet, über welche leider weder der Text noch die Tafelerklärung irgend einen Aufschluß gibt. Nach der Lage und den charakteristischen Umrissen dieser Gebilde zu schließen, glaube ich ganz bestimmt annehmen zu können, daß sie unsern Ectosomen vollkommen identische Gebilde sind. Ist dies tatsächlich der Fall, alsdann findet unsre obige Vermutung, betreffend die Verbreitung der Ectosomen im Molluskenkreise eine neue Stütze. Es ist auch höchst wahrscheinlich, daß schon Fol (1880) die Ectosomen bei *Planorbis marginatus* beobachtet hat, denn er bemerkt S. 115, daß am 16-zelligen Stadium sich das reichliche Pigment des Eies an der Oberfläche der vier Makromeren ansammelt, um sich bei der weiteren Furchung aufzulösen.

Von 24—29 Zellen. Teilung von $2a'$—$2d'$ und $3D$ (Taf. XVIII, Fig. 16).

Die nächste nach der Ruhepause folgende Teilung betrifft die Zellen $2a'$—$2d'$ und ist inäqual und dexiotrop. Die kleineren oberen Descendenten $2a''$—$2d''$ kommen hinter die Polzellen $1a'$—$1d'$ in die Lücken zwischen je zwei Tochterzellen des 1. Quartetts $1a^2$—$1d^2$ zu liegen (Fig. 16). Sie sind zu jener Zeit die kleinsten Zellen im Keime, die zugleich durch ihr helles Plasma auffallen. Es mag schon an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß sie bemerkenswerterweise bis in die späten Larvenstadien ungeteilt bleiben. Da sie nachher an den Enden der Arme des aus den vier Apicalzellen des 1. Quartetts ($1a'$—$1d'$) sich aufbauenden Kreuzes liegen, so werden sie als »Endzellen« des Kreuzes oder viel häufiger mit dem englischen Terminus »tip-cells« bezeichnet. Die andern Descendenten

$2a^{12}$—$2d^{12}$ nehmen indessen an der Ausbildung des Kreuzes gar keinen Anteil.

Während die geschilderte Teilung im Gange ist, sieht man die Makromere $3D$ sich ebenfalls zur Teilung anschicken. Als Mutterzelle des Urmesoderms macht sie sich, wie erwähnt, schon im Stadium von 24 Zellen durch ihren sehr stark ausgebildeten Centralfortsatz, sowie durch die Hervorwölbung über das Niveau der drei übrigen Makromeren leicht kenntlich. Jetzt zieht sie sich kugelig zusammen, wölbt sich noch stärker über das Niveau des Keimes hervor und bildet eine Spindel aus. Ihre Teilung wird aber erst in der nachfolgenden und nur ausnahmsweise in dieser Phase durchgeführt, so daß ein Stadium mit 29 Zellen zu selteneren Ausnahmen gehört.

Von 28—33 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 16—19).

Bereits während der Teilung der oberen Zellen des 2. Quartetts bereiten sich schon die unteren nämlich $2a^2$—$2d^2$ zur Teilung und und legen Spindeln an, die anfangs beinahe vertikal liegen, später erst nach links geneigt erscheinen. Die Teilung ist inäqual und läotrop, indem die verhältnismäßig sehr kleinen Tochterzellen $2a^{22}$—$2d^{22}$ nach dem vegetativen Pole zu abgeschnürt werden und jede derselben sich später an die korrespondierende Makromere anlehnt, dieselbe halbmondförmig umfassend. Diese Zellen verdienen insofern unsre Aufmerksamkeit, als sie ähnlich den Endzellen des Kreuzes sehr lange ungeteilt bleiben, unterscheiden sich jedoch von den letzteren dadurch, daß sie sich doch bei etwa 72 Zellen teilen und zwar in einzelnen Quadranten in verschiedener Weise, worauf wir noch später zu sprechen kommen.

Bevor noch die soeben beschriebene Teilung zu Ende kommt, geht die Makromere, von der schon im früheren Absatz die Rede war, in Teilung über. Diese ist (ähnlich wie bei *Planorbis*) im hohen Grade inäqual und dexiotrop. Die kleine Tochterzelle, welche fast genau an den vegetativen Pol zu liegen kommt, wird trotz ihrer geringen Größe als Makromere ($4D$) bezeichnet, wobei der Umstand entscheidet, daß sie von nun an als reine Entodermzelle mit den übrigen Entodermzellen ($3A$—$3C$) die vegetative, entodermale Polrosette bildet, während die große Tochterzelle $4d$ zum Urmesoderm wird.

Die Furchungshöhle ist in diesem Stadium verhältnismäßig klein und spaltförmig.

Teilung des dritten Quartetts $3a$—$3d$ und der Apicalzellen $1a'$—$1d'$. Von 33—41 Zellen (Taf. XVIII u. XIX, Fig. 18—22).

Am Übergange vom 33- bis zum 41- oder 44-zelligen Stadium kommen in den betreffenden Zwischenstadien alle möglichen Kombinationen vor, so daß man genötigt ist recht viele Skizzen zu entwerfen, um sich in den verschiedenen Kombinationen der Teilung gehörig orientieren zu können. Die Ausbildung der Spindeln in einzelnen von den acht in Teilung begriffenen Zellen beginnt schon oft vor Erreichung des 33-zelligen Stadiums, welches somit keineswegs als ein distinktes Ruhestadium angesprochen werden darf. Die frühzeitig angedeutete Teilung schreitet in den genannten Quartetten in ziemlich raschem Tempo fort und ist in jedem derselben inäqual, jene des I. Quartettes beginnt gewöhnlich früher als die des III. Es resultieren aus der Teilung des ersteren vier kleine Zellen ($1a^{1.1}$—$1d^{1.1}$), die am Apicalpole verbleiben und die wir bei der weiteren Darstellung des Furchungsprozesses unter dem Namen »Apicalzellen« anführen werden. Die Abschnürung derselben erfolgt in läotroper Richtung; am spätesten teilt sich $1d^1$. Die Mutterzellen $1a^{1.2}$—$1d^{1.2}$, welche jetzt die Mittelstellung zwischen den Apicalzellen und den Tipzellen einnehmen, werden wir von nun an als »Basalzellen« des Kreuzes ansprechen. Die Kreuzfigur tritt in dieser Entwicklungsphase schon sehr deutlich hervor und ist sehr symmetrisch, wie überhaupt der ganze Keim zu dieser Zeit eine sehr hübsche radiale Symmetrie zur Schau trägt (Fig. 21).

Die vier großen Zellen des dritten Quartetts ($3a$—$3d$) teilen sich ebenfalls inäqual, aber sonderbarerweise ganz discordant; sie schnüren nämlich ihre kleineren Tochterzellen nach verschiedenen Polen ab. Die beiden vorderen Quadranten $3a$, $3b$ teilen sich läotrop, die größeren Mutterzellen verbleiben am vegetativen Pole, während die kleineren Tochterzellen $3a^1$, $3b^1$ nach dem animalen geschoben werden; dagegen teilen sich die beiden hinteren Quadranten $3c$, $3d$ in dexiotroper Richtung und ihre Tochterzellen $3c^2$, $3d^2$ bleiben an der vegetativen Seite des Keimes, während sie selbst an die animale zu stehen kommen. Betrachtet man nach vollzogener Teilung dieser vier Zellen den Keim vom vegetativen Pole, so sieht man, daß die untere Etage des jetzt aus acht Zellen bestehenden dritten Quartetts, nämlich die Zellen $3a^2$—$3d^2$ nur paarweise einander gleich sind (zwei größere, zwei kleinere); dasselbe Verhältnis sieht man vom animalen Pole an den Zellen der oberen Etage dieses

Quartetts (Fig. 22, 23). Wir haben diese auffallende Discordanz in der Teilung aus dem Grunde hervorgehoben, weil sie mit der späteren Rolle dieser Zellen im Einklang steht. Namentlich sind die Zellen $3a^2$, $3b^2$ Anlagen des sekundären Mesoderms, während die Zellen $3c^1$ und $3d^1$ einen Teil des Ectoderms zu bilden haben. Schließlich wäre noch zu bemerken, daß infolge der soeben beschriebenen ungleichen Verteilung der Descendenten des dritten Quartetts die Polarachse sich etwas nach vorn zu neigen beginnt.

Teilung der Makromeren (Entomeren) $3A-3C$. Von 41—44 Zellen (Taf. XIX, Fig. 23).

Bekanntlich hat sich die Makromere $3D$ bereits am Stadium von 33 Zellen im hohen Grade inäqual geteilt. Wie erinnerlich, wurde die polständige Mikromere ($4D$) als Makromere aufgefaßt. Die Teilung der übrigen drei Makromeren $3A-3C$ wird in derselben Weise jedoch in läotroper Richtung vollzogen, jede zerfällt nämlich in eine Mikromere und eine Makromere; die ersteren verbleiben am vegetativen Pole, bilden daselbst mit $4D$ die Polrosette und werden ebenfalls als Makromeren ($4A-4C$) bezeichnet, wogegen sich die eigentlichen Makromeren $4a-4c$ von diesem Pole entfernen. Die aus der Teilung hervorgegangenen sieben Zellen bilden zusammen mit $3D$ die Entodermplatte, welche sowohl durch ihre Lage im Centrum des vegetativen Poles, als durch die Undurchsichtigkeit und den hellgelben Ton der sie zusammensetzenden Zellen von der Umgebung absticht. Die apicale Rosette oder die sogenannten Makromeren werden aber alsbald unkenntlich, indem sie lange Fortsätze nach der Furchungshöhle aussenden und bloß ein Teil ihres Plasmas an der Keimoberfläche sichtbar ist. Sie erscheinen demnach sehr abgeflacht, ihre Grenzen sind verwischt, so daß sie sehr leicht übersehen werden können.

Von 44—52 Zellen (Taf. XVIII, Fig. 26, 27).

Teilung der Zellen des ersten Quartetts (Trochoblasten): $1a^2$, $1b^2$, des zweiten Quartetts $2a^{1.2}-2d^{1.2}$ und $2d^{2.1}$, sowie der Urmesodermzelle $4d$.

Von den sieben obengenannten Ectomeren beginnen zunächst diejenigen des ersten Quartetts sich zu teilen. Es sind die vorderen Trochoblasten $1a^2$ und $1b^2$; ihre Spindeln liegen fast genau meridional, die Teilung erfolgt in einer zum Meridian senkrechten Richtung und ist ungefähr äqual Fig. 26). Die vier Descendenten

wachsen in der Folge sehr schnell, ihr ganzes Plasma konzentriert sich in langen centripetalen Fortsätzen, an der Oberfläche bleibt nur eine dünne Schicht mit einem unbeträchtlichen Plasmahofe um den Kern. Infolgedessen zeichnen sie sich durch eine auffallende Durchsichtigkeit aus, und da sie keiner weiteren Teilung bis in die spätesten Furchungsstadien unterliegen, so liefern sie sehr bequeme und sichere Orientierungspunkte. Es sind dies außerdem die am meisten plastischen Zellen, welche, ohne sich zu teilen, sich den stets zunehmenden Dimensionen der betreffenden Keimbezirke anpassen.

Gleichzeitig mit der soeben beschriebenen, beginnt auch die Teilung im zweiten Quartett und zwar zunächst in den vier Zellen $2a^{1.2}$—$2d^{1.2}$ *. Ein Blick auf die Fig. 26, 28 belehrt, daß dieselben symmetrisch hinter ihren Schwesterzellen, d. i. den Tipzellen liegen. Ihre Spindeln sind dexiotrop orientiert, die Teilung ist inäqual, die oberen Tochterzellen $2a^{1.2.1}$—$2d^{1.2.1}$ sind kleiner als die unteren. Bei der Auffassung dieser Teilungsrichtung als dexiotrop werden die unteren Zellen $2a^{122}$—$2d^{122}$ wegen ihres beträchtlicheren Umfangs als Mutterzellen angesehen und vornehmlich der Umstand beachtet, daß im Moment der Teilung die Tipzellen durch die Tochterzellen nach rechts abgedrängt werden. Jedenfalls aber müssen wir bemerken, daß nach der definitiven Einstellung der geteilten Zellen schwer zu entscheiden wäre, wie die Teilungsspindeln eigentlich orientiert waren, da man in einzelnen Quadranten die Descendenten bald in dexiotroper bald in läotroper Richtung oder aber genau übereinander gelagert findet.

Die Urmesodermzelle, welche schon am 44-zelligen Stadium stark vorgebuchtet war und etwa am Stadium von 46 Zellen eine horizontal orientierte Spindel ausgebildet hat, teilt sich fast gleichzeitig mit den Zellen des zweiten Quartetts vollkommen äqual und bilateral (Fig. 27, 29). Wir bezeichnen die Tochterzellen mit M_1, M_2. Sie verbleiben noch längere Zeit durch den Zwischenkörper miteinander verbunden, sind anfangs beinahe kugelig, ziehen sich aber bald in die Länge und versinken mit einem Teile ihres Leibes in die Furchungshöhle.

Während die besprochenen Teilungen vor sich gehen, schicken sich auch einige Zellen des dritten Quartetts zur Teilung an, desgleichen die Zelle $2d^{2.1}$, während an die zu derselben Etage gehörenden Zellen $2a^{2.1}$—$2c^{2.1}$ erst bedeutend später die Reihe kommt.

* $2d^{12}$ teilt sich zuerst (in 4 Fällen beobachtet), es bildet sogar noch am Stadium von 41 Zellen eine Spindel aus.

Die kleinere Tochterzelle $2d^{2.1\,1}$ wird nach links abgeschnürt, eigentlich rein äquatorial. Wie erinnerlich hat in der Serie $2a^{12}$—$2d^{12}$ die letztere auch die Teilung zuerst begonnen. Diese frühzeitige Teilung des Quadranten *d* steht gewiß in inniger Beziehung zur gleichzeitigen Teilung der Urmesodermzelle.

Von 52—69 Zellen (Taf. XIX, Fig. 29—35).

(Teilung der drei Zellen des zweiten Quartetts $2a^{2.1}$—$2c^{2.1}$, der sechs Zellen des dritten Quartetts $3a^1$—$3d^1$ und $3a^2$, $3b^2$, der drei Entodermzellen $4a$—$4c$, der drei Basalzellen des Kreuzes $1a^{1.2}$—$1c^{1.2}$, schließlich der beiden Urmesodermzellen M_1, M_2, zusammen 17 Zellen.)

Das Stadium von 52 Zellen ist keineswegs als ein irgendwie charakterisiertes Ruhestadium zu bezeichnen, wir haben es bloß als eine Phase gewählt, in der die Furchungen mehrerer Zellen gleichzeitig vollzogen werden, — heben aber nachdrücklich hervor, daß nach ihrem Abschlusse kein Ruhestadium folgt, im Gegenteil bereiten sich mehrere andre Zellen zur Teilung vor — ein Beweis, daß die Furchung bereits in einem sehr raschen Tempo fortzuschreiten begonnen hat. Wir ersehen nämlich aus der oben gegebenen Übersicht der in Teilung begriffenen Zellen, daß ihrer auf einmal 17 an die Reihe kommen. Zwar erfolgt ihre definitive Teilung nicht synchron, sondern in größeren oder kleinen Intervallen, wobei aber zu bemerken ist, daß eine strenge zeitliche Aufeinanderfolge der Teilungen nicht eingehalten wird, weshalb auch die Ordnung, in der wir dieselben darstellen, nur annähernd bestimmt werden konnte, zumal auch individuelle Schwankungen vorkommen. Es leuchtet somit ein, daß man auf so vorgerückten Stadien die Zusammenstellung von Keimen mit gleicher Zellenzahl auf große Schwierigkeiten stößt, welche nur bei genauer Beobachtung der Teilungsakte selbst überwunden werden können. Vor allem teilen sich die drei Zellen des zweiten Quartetts $2a^{2.1}$—$2c^{2.1}$ in spiralläotroper Richtung (Fig. 30). Bei Bestimmung dieser Richtung diente uns die definitive Lage der kleineren Tochterzellen und ihr Verhalten gegen die angrenzenden Tipzellen zur Richtschnur. Nachdem diese Teilungen sich in den drei obengenannten Quadranten vollzogen haben, besteht das zweite Quartett aus 24 Zellen, welche in den einzelnen Quadranten in je vier Etagen so verteilt sind, daß in der obersten die Tipzelle des Kreuzes, in den zwei nächstfolgenden unteren je ein Paar und zu unterst wieder je eine Zelle liegen; drei von den untersten schließen sich den Entodermzellen, die vierte ($2d^{2.2}$) dem Mesoderm an.

Von der Seite gesehen präsentieren sich die Zellgruppen dieses Quartetts als im Äquator verbreitete und gegen die Pole hin zugespitzte Streifen, welche die Kreuzarme mit dem Entoderm und Mesoderm verbinden (Fig. 32).

Die Teilung der sechs obengenannten Zellen des dritten Quartetts findet in verschiedenen Zeitpunkten und bei wechselnder Zellenzahl statt. Zunächst teilen sich bloß die vier Zellen: $3a^2$, $3b^2$, $3c^1$, $3d^1$ (Fig. 29), welche bereits auf dem Stadium von etwa 48 Zellen einzelnweise die Teilungsspindeln auszubilden begonnen haben, doch wird die Teilung erst am Stadium von 57 Zellen in allen vieren vollzogen (Fig. 31). Dieselbe ist äqual und bilateral, die acht Descendenten ($3a^{21}$, $3a^{22}$, $3b^{21}$, $3b^{22}$, $3c^{11}$, $3c^{12}$, $3d^{11}$, $3d^{12}$) liegen nach der Teilung nebeneinander, die der Quadranten a und b am vegetativen Pole, diejenigen der Quadranten c und d am animalen. Die zwei Zellen $3a^1$, $3b^1$ teilen sich ebenfalls in ungleichen Terminen, bald schon am Stadium von 64 Zellen, bald erst kurz vor Erreichung des 69zelligen Stadiums (Fig. 35). Ihr mitotischer Zustand dauert nur ganz kurz, weshalb es einige Mühe kostet sie auf der Teilung zu ertappen. Sie ist bilateral und äqual, ebenso wie die Teilung der unter ihnen liegenden Zellen desselben Quartetts. Das dritte Quartett ist nach den beschriebenen Teilungen sehr symmetrisch zusammengesetzt, enthält nämlich in den vorderen Quadranten acht, in den hinteren sechs, im ganzen somit 14 Zellen. Die beiden hinteren Quadranten zählen deshalb um zwei Zellen weniger als die vorderen, weil ihre untersten Glieder $3c^2$ und $3d^2$ ungeteilt geblieben sind und noch lange in Ruhe zu verbleiben haben.

Die drei Entomeren bereiten sich schon auf einem Stadium von etwa 55 Zellen zur Teilung. Bald ist es die rechte, bald die linke, bald die vordere, in der man zuerst eine Spindel erblickt, seltener in allen dreien zugleich (Fig. 31, 33). Vor der Ausbildung der Teilungsspindeln erhebt sich jede derselben über das allgemeine Niveau des Keimes, infolgedessen wird während des ganzen Teilungsprozesses die Furchungshöhle bedeutend vergrößert. Die Spindeln sind in verschiedenen etwas läotropen Richtungen unmittelbar nach ihrem Entstehen orientirt, die einzelnen Zellen werden zwar aus ihrer früheren Lage abgedrängt, trotzdem erfolgt die Teilung ganz harmonisch äqual und bilateral. Die neu gebildeten sechs Zellen bilden in einer bestimmten Phase samt den zwei Urmesodermzellen einen achtzelligen Kranz um die vier Polzellen (Makromeren). Anfänglich sind sie noch abgerundet und stark vorgebuchtet, sehr bald

aber gewinnen sie eckige Konturen und die freien Flächen werden kleiner, da sie mit der Hauptmasse ihres Plasmas in die Furchungshöhle versunken sind (Fig. 36).

Die Teilung der drei Basalzellen des Kreuzes $1a^{1\cdot2}$—$1c^{1\cdot2}$ ist in hohem Grade inäqual und leicht läotrop Fig. 30, 32, 35), eigentlich ist sie radial, da die beiden Descendenten in derselben Ebene verbleiben und sich hintereinander stellen. Erwähnenswert ist der Umstand, daß die streifenförmigen kleineren Descendenten $1a^{122}$—$1c^{122}$, welche zwischen ihre Mutterzellen und die Tipzellen eingezwängt erscheinen, während der ganzen Entwicklung ungeteilt verbleiben. Sie werden als die äußeren Mittelzellen bezeichnet. Merkwürdig verspätet sich die Teilung der Basalzelle im hinteren Arme $1d^{1\cdot2}$ und ist, wie wir aus Fig. 39 ersehen, fast äqual. Das Kreuz ist auf dieser Entwicklungsphase aus vier Basalzellen, drei Mittelzellen, vier Tipzellen und vier Apicalzellen zusammengesetzt. Zwischen seinen Armen liegen nach vorn beiderseits des Armes *b* die vier Trochoblasten, nach hinten je eine Zelle beiderseits des Armes *d*. Alle diese sechs Zellen zeichnen sich sowohl durch ihre sehr bedeutende Größe als auch durch ihre Durchsichtigkeit aus (Fig. 32).

Die Urmesodermzellen, welche bereits am 64-zelligen Stadium die Teilungsspindeln in schief nach den Polen convergenter Richtung auszubilden beginnen (Fig. 34), teilen sich diesmal sehr inäqual, indem sie ihre verhältnismäßig sehr kleinen Descendenten (m_1, m_1, Fig. 36) gegen den vegetativen Pol genau unter die Makromere $4D$ abschnüren. Da sich diese kleinen Zellen bald abflachen und zum großen Teil von $4D$ überlagert werden, so lassen sie sich nur an sehr gelungenen Präparaten auffinden. Der Keim braucht zur Erreichung der soeben beschriebenen Zellenzahl etwa 70 Stunden — sehr viel Zeit nimmt in der Phase von 58—69 Zellen die Abfurchung der drei Entodermzellen in Anspruch.

Bevor wir uns der Schilderung von weiteren Teilungsvorgängen zuwenden, wollen wir auf die Symmetrie des Keimes, wie sie auf dem erreichten Stadium von 69 Zellen zutage tritt, in Betracht ziehen. Auf der animalen Eihälfte fällt vor allem die für Mollusken und Anneliden so charakteristische Kreuzfigur auf (Fig. 32), deren Zusammensetzung wir bereits kennen, auf der vegetativen bemerkt man eine überraschend ähnliche Gruppierung der Zellen (Fig. 33, 36), namentlich fällt die aus den Makromeren zusammengesetzte Polrosette auf, welche den Apicalzellen des Kreuzes entspricht. Die paarig in den Hauptradien gruppierten Ento- und Mesomeren ent-

sprechen ihrer Lage und ihrem Verhältnisse zu den Polzellen nach den Basal- und Medianzellen des Kreuzes. Ihre Teilung war jedoch bilateral, während die der korrespondierenden Kreuzarme radial ist und erst später in bilaterale übergeht. Der daraus resultierende Unterschied besteht darin, daß jene vegetativen Zellen sich eng aneinander anschließen, während die radial geteilten Kreuzarme freie Interradialräume zwischen sich lassen.

An die Basalzellen der Kreuzarme reihen sich zunächst je eine Mittelzelle (den Arm *d* ausgenommen) und nach ihnen je eine den Kreuzarm abschließende Zelle des zweiten Quartetts an. Diesen Endzellen der Kreuzarme entsprechen an der vegetativen Eihälfte in ganz analoger Weise gelagerte Zellen, die ebenfalls dem zweiten Quartette angehören (d. i. $2a^{22}$—$2d^{22}$) und wie die ersteren bis in sehr späte Entwicklungsstadien ungeteilt bleiben. Zwischen den Kreuzarmen des animalen Poles liegen ebenso sechs Zellen, wie an der vegetativen Eihälfte und zwar in der nämlichen Anordnung, d. i. zu beiden Seiten des vorderen Armes je zwei, zu beiden Seiten des hinteren je eine, nämlich die Zellen $1c^2$, $1d^2$ an der animalen, und $3c^2$, $3d^2$ an der vegetativen Kreuzfigur. Die Armenden der beiden Kreuze werden miteinander durch je vier am Äquator des Keimes gelegene Zellen des zweiten Quartetts verbunden. Die obengenannten zwischen den Kreuzarmen liegenden Zellen werden dagegen durch zwei im Äquator gelegene Zellenpaare des dritten Quartetts verbunden.

Somit läßt sich die gesamte Oberfläche des Keimes sowohl in der Richtung der animalen und vegetativen Kreuzarme, als auch durch Meridiane, die man sich in den Interradien denken würde, in vier Quadranten zerlegen. Dabei kommt auch die bilaterale Symmetrie in der Keimanlage besonders zum Ausdruck, indem an den beiden Eihälften die Zusammensetzung der vorderen und hinteren Interradien miteinander harmonisiert, während der in beiden Kreuzfiguren abweichend gestaltete hintere Arm *d* in die Medianebene des Keimes zu liegen kommt und auf der vegetativen Seite sowohl die Urmesodermzellen als auch die Anlagen des sekundären Mesoderms und die Entodermzellen bilateral verteilt erscheinen.

Diese für das Verständnis des weiteren Ausbaues der Keimanlage wichtigen Lagerungsverhältnisse werden übrigens an andern Stellen unsrer Darstellung zur Sprache kommen.

Von 69—82 Zellen (Taf. XIX u. XX, Fig. 33—40).

Nach einer kaum angedeuteten Ruhepause, während welcher die Furchungshöhle durch lange Fortsätze der meisten Zellen bis auf enge Spalträume reduziert wird, beginnen wieder viele Zellen beiläufig zu gleicher Zeit ihre Teilung. Die vier Zellen des sekundären Mesoderms $3a^{2\cdot1}$, $3a^{2\cdot2}$ und $3b^{2\cdot1}$, $3b^{2\cdot2}$ (Fig. 36), ziehen schon am Stadium von etwa 70 Zellen ihre langen Fortsätze aus der Furchungshöhle zurück, runden sich ab, wölben sich über das Niveau der Nachbarzellen vor und erzeugen in schiefer, nach dem vegetativen Pol convergierenden Richtung winzige Zellen, welche nach vollzogener Teilung sich den nächstliegenden vier Entodermzellen eng anschließen und dieselben halbmondförmig umfassen (Fig. 38). Diese vier kleinen Zellen (Mikromeren des sekundären Mesoderms) sind auffallend reich an Chromatin.

Fast gleichzeitig teilen sich an der animalen Eihälfte die sogenannten hinteren Trochoblasten $1c^2$ und $1d^2$ ungefähr äqual; ihre Teilungsspindeln sind meridional orientirt nach Art derjenigen bei der Teilung der vorderen Trochoblasten; die Descendenten kommen ebenfalls hintereinander (in den Interradialstrahlen des Kreuzes) zu liegen. In der Regel geht die Teilung von $1c^2$ derjenigen von $1d^2$ voran (Fig. 37).

Zugleich wird, wie im vorigen Kapitel erwähnt wurde, auch die Teilung der hinteren Basalzelle des Kreuzes $1d^{1\cdot2}$ vorbereitet durch eine radial gerichtete Spindel, sie wird aber ausnahmsweise schon am Stadium von 75, in der Regel aber erst in demjenigen von 82 Zellen oder noch später vollzogen. Die beiden Tochterzellen sind anfänglich gleich groß (Fig. 39), später wächst jedoch die Basalzelle $1d^{1\cdot2\cdot1}$ auf Kosten ihrer Schwesterzelle $1d^{1\cdot2\cdot2}$ (Mittelzelle), welche dadurch den entsprechenden Mittelzellen der übrigen Arme ($1a^{1\cdot2\cdot2}$—$1c^{1\cdot2\cdot2}$) an Größe fast gleich kommt.

Es beginnt ferner auch in den hinteren Zellen des dritten Quartetts $3c^{1\cdot1}+3c^{1\cdot2}$ und $3d^{1\cdot1}+3d^{1\cdot2}$ der Teilungsprozeß, wobei weder ein bestimmter Zeitpunkt noch eine bestimmte Nacheinanderfolge eingehalten wird (Fig. 36, 38, 40, 42). Der Teilungsmodus dieser Zellen ist demjenigen der vorderen zwei Paare dieses Quartetts, d. i. des sekundären Mesoderms, analog, sie schnüren nämlich ebenfalls zwei Paare von kleinen, chromatinreichen Zellen nach unten, d. i. gegen den vegetativen Pol, ab, welche den obenerwähnten Mikromeren an Größe fast gleichkommen und sich den Zellen $3d^2$, $3c^2$ unmittelbar anschließen (Fig. 42).

Am vegetativen Pole teilt sich in dieser Entwicklungsphase eine von den vier oben mit den Tipzells des Kreuzes verglichenen Zellen des zweiten Quartetts, nämlich $2b^{2\cdot2}$ und zwar fast äqual und läotrop (Fig. 40). Ihre Descendenten werden beiderseits von den Zellen des dritten Quartetts eingefaßt. Schließlich teilt sich noch die Zelle $2d^{2\cdot1\cdot2}$ in dexiotroper Richtung inäqual (Fig. 36), wobei die kleinere Tochterzelle höher zu liegen kommt.

Wir hätten somit nach Abschluß der oben besprochenen Teilungen ein Stadium mit 82 Zellen (Fig. 39, 40), die sich etwa folgendermaßen auf einzelne Quartette verteilen:

auf den	ersten	entfallen	20	Zellen
- -	zweiten	-	26	-
- -	dritten	-	22	-
- -	vierten	-	10	-
			4	Makromeren
		zusammen	82.	

Von 82—98 Zellen (Taf. XX, Fig. 38—44).

Mit dem von nun an im schnelleren Tempo fortschreitenden Furchungsprozesse wird die Anzahl der synchron in Teilung begriffenen Zellen naturgemäß immer größer. Die individuellen Unterschiede in der Aufeinanderfolge einzelner Teilungen werden immer bedeutender. Ruhepausen fehlen, man kann daher in der Darstellung der Furchungsstadien bloß die durchschnittlich am frühesten auftretenden Teilungen zur Richtschnur nehmen.

In den nun zu beschreibenden weiteren Teilungen kommen zunächst sechs Entodermzellen ($4a^1$, $4a^2$—$4c^1$, $4c^2$) an die Reihe; sie beginnen schon am Stadium von etwa 80 Zellen einzeln die Spindeln auszubilden, seltener befinden sich alle sechs gleichzeitig in Mitose und noch seltener in derselben Phase (Fig. 38, 40). Vor der Ausbildung der Spindeln erheben sie sich stark über das Niveau der ruhenden Zellen und orientieren ihre Spindel, wie dies an vielen Präparaten festgestellt wurde, nach verschiedenen Richtungen, die Abschnürung erfolgt aber stets in der Richtung der Makromerenrosette, worauf die untereinander gleichen Descendenten einen Doppelkranz von je sechs Zellen um dieselbe bilden (Fig. 42). Von diesen zwölf Descendenten sind acht: $4a^{2\cdot1}$, $4a^{2\cdot2}$, $4b^{1\cdot1}$, $4b^{1\cdot2}$, $4b^{2\cdot1}$, $4b^{2\cdot2}$, $4c^{1\cdot1}$, $4c^{1\cdot2}$ in bezug auf den vegetativen Pol radial, die übrigen vier mehr schief gestellt. Das Entoderm besteht jetzt aus zwölf

Mikromeren und vier Makromeren $4A$—$4D$, und bildet eine von den umgebenden Ecto- und Mesodermelementen wohl abgegrenzte, durch ihre gelbliche Färbung sich abhebende Kuppe aus 16 Zellen.

Im nächsten Umkreise des Entoderms verharren alle Zellen, wenn auch nur für kurze Zeit im Ruhestadium, dagegen beginnt eine immer regere Teilung unter den oberen Zellen des zweiten Quartetts. Vor allem teilen sich um diese Zeit die Zellen $2a^{2\cdot1\cdot2}$ und $2c^{1\cdot2\cdot2}$, die erstere ausnahmsweise am Stadium von 82 Zellen, in der Regel aber viel später, die zweite bald unmittelbar nach dem 82-zelligen Stadium, bald erst später, etwa bei 95 Zellen. Die Abschnürung der Tochterzelle erfolgt nach links. Ferner teilt sich auch $2d^{1\cdot2\cdot2}$ inäqual in $2d^{1\cdot2\cdot2\cdot1}+2d^{1\cdot2\cdot2\cdot2}$ in dexiotroper Richtung und zwar bald vollzieht es seine Teilung bereits am Stadium von 95 Zellen, bald ist es noch an demjenigen von 97 ungeteilt, wie dies in unsrer Fig. 43 der Fall ist. Wollten wir die ohnehin wankende Zeitfolge berücksichtigen, so müßten wir jetzt zur Besprechung der sich an der animalen Sphäre vollziehenden Teilungen schreiten, wir ziehen es aber vor, der Übersichtlichkeit halber zuvor diejenigen der vegetativen zu beschreiben. Hier teilen sich oft unmittelbar nach den Entodermzellen vier Zellen fast zu derselben Zeit, namentlich die zwei Urmesodermzellen M_1 M_2 und die zwei oben mit den Tipzells des animalen Kreuzes in Parallele gebrachten Zellen des zweiten Quartetts $2a^{2\cdot2}$ und $2c^{2\cdot2}$ (Fig. 42). Die Mesodermzellen vergrößern sich vor der Teilung sehr bedeutend, treten etwas aus der Furchungshöhle heraus und bilden bald die rechte, bald die linke, oder beide zugleich die Spindeln aus, deren Achse schief nach oben und außen gerichtet ist. Die Abtrennung der nur etwas kleineren Tochterzellen $M_{1\cdot1}+M_{2\cdot1}$ erfolgt somit in der Richtung gegen die animale Eihälfte und gegen den Äquatorialgürtel, während die Mutterzellen $M_{1\cdot2}+M_{2\cdot2}$ in der Symmetrieebene bleiben. Das Urmesoderm besteht nach dieser Teilung aus sechs Zellen: vier Makromeren und zwei Mikromeren. Die vier Makromeren ragen anfangs noch teilweise aus der Furchungshöhle heraus, später sind nur noch die beiden mittleren $M_{1\cdot2}+M_{2\cdot2}$ an der Oberfläche noch einige Zeit sichtbar, versinken aber bald ganz in die Furchungshöhle.

Die Teilung von $2a^{2\cdot2}$ und $2c^{2\cdot2}$ ist inäqual und läotrop, die kleineren Tochterzellen $2a^{2\cdot2\cdot2}$ und $2c^{2\cdot2\cdot2}$ bleiben im unmittelbaren Kontakt mit dem Entoderm. Wir erinnern daran, daß die gleichnamige Zelle dieses Quartetts $2b^{2\cdot2}$ schon längst geteilt ist, während $2d^{2\cdot2}$ erst bedeutend später sich teilen wird.

An der animalen Eihälfte teilen sich am frühesten die drei Basalzellen des Kreuzes $1a^{1.2.1}$, $1b^{1.2.1}$, $1c^{1.2.1}$. Davon teilen sich a und c fast äqual und ungefähr radial, die Zelle c in der Regel später als a. Im vorderen Kreuzarme geht die Teilung stark inäqual vor sich, indem die ebenfalls radial abgeschnürte neue Basalzelle $1b^{1.2.1.1}$ auffallend klein ausfällt und seltsamerweise in den spätesten Furchungsstadien ungeteilt bleibt (Fig. 41, 43).

Wir hätten somit nach Abschluß der genannten Teilungen Stadien mit 98 Zellen, welche gleichfalls keinen Ruhepunkt in der regen Zellvermehrung bedeuten, denn bevor sie noch erreicht werden, sieht man schon weitere Zellen sich zur Teilung vorbereiten. Unsre Figuren 43 und 44, welche die dargestellte Phase illustrieren, weisen nur 97 Blastomeren auf, weil die Teilung von $2d^{1.2.2}$ noch nicht vollzogen ist.

Von 98 bis 123 Zellen (Taf. XX, Fig. 38—50).

Wir beginnen die Übersicht der weiteren Teilungen vom vegetativen Pol aus. Es entstehen binnen einer sehr kurzen Zeit aus den drei Makromeren $4A — 4C$ durch beiläufig äquale Teilung die drei Zellen des fünften Quartetts $5a$, $5b$, $5c$, welche die Zahl der Entodermzellen auf 19 heben (Fig. 46). Der aus den neu entstandenen Zellen und der ungeteilten Makromere $4D$ bestehende Hinterteil der Entodermscheibe hat eine stumpf dreieckige Gestalt und überragt zu dieser Zeit kappenartig die mittlerweile in die Furchungshöhle fast ganz eingesunkenen medianen Mesodermzellen.

Während die übrigen Derivate des vierten Quartetts noch lange im Ruhestadium verharren, erscheint bereits auf einem Stadium von etwa 107 Zellen das sekundäre Mesoderm ($3a^{2.1.1}$, $3a^{2.2.1}$ — $3b^{2.1.1}$, $3b^{2.2.1}$) in Teilung begriffen. Es handelt sich diesmal wiederum um Abschnürung von vier rudimentären Zellen, welche sich den bereits vorhandenen vier eng anschließen und in derselben Weise gebildet werden, jedoch bedeutend größer sind. Ihre Indices sind: $3a^{2.1.1.2}$, $3a^{2.2.1.2}$, $3b^{2.1.1.2}$, $3b^{2.2.1.2}$, die der Mutterzellen: $3a^{2.1.1.1}$, $3a^{2.2.1.1}$, $3b^{2.1.1.1}$, $3b^{2.2.1.1}$. Die Spindeln der vier genannten Zellen haben eine convergente Richtung, d. i. in jedem von den beiden Quartetten, in welchen die genannten Zellen liegen, wird die Mikromere nach entgegengesetzter Richtung abgegeben, nämlich die eine dexio-, die andre läotrop (Fig. 38, 46, 48a).

Erst mit dieser Teilung vollzieht sich die definitive Sonderung des sekundären Mesoderms als eines selbständigen Keimblattes.

Diese Tatsache verdient insofern eine besondere Beachtung, als hiermit die vorderen Bildungscentren des Mesoderms in gewisse Parallele zu der Urmesodermzelle zu stehen kommen, welche letztere ursprünglich ebenfalls fremdes Material mitführt und erst nach Erzeugung des ersten Mikromerenpaares sich zu reiner Mesodermanlage differenziert. Es stellt sich zugleich heraus, daß die Sonderung des Furchungsmaterials in einzelne Keimblätteranlagen erst auf einem sehr vorgerückten Entwicklungsstadium stattfindet, während man sonst dieselbe für Gasteropoden schon im 24-zelligen Stadium als vollzogen darzustellen pflegt.

Nach diesem Exkurs zur Schilderung der weiteren Teilungen übergehend, heben wir hervor, daß auch die Teilung der vier übrigen Makromeren des dritten Quartetts ($3c^{1.1.1}$, $3c^{1.2.1}$, $3d^{1.1.1}$, $3d^{1.2.1}$) ganz analog verläuft, wie die des sekundären Mesoderms. Denn auch diese Zellen haben auf dem Stadium von 84 Zellen vier Mikromeren abgeschnürt, welche ebenfalls reich an Chromatin sind und, wie die ersteren, sich an das Entoderm anlehnen. Die Übereinstimmung in ihrer weiteren Teilung (die ungefähr gleichzeitig mit derjenigen der zweiten Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms beginnt) (Fig. 47, 48*a*), besteht darin, daß sie ebenfalls inäqual ist. Doch werden die kleineren Tochterzellen nicht mehr an die vegetative, sondern an die animale Eihälfte, und zwar die rechtsseitigen nach links und die linksseitigen nach rechts abgegeben. Der Zeitpunkt ihrer Teilung schwankt in ziemlich weiten Grenzen zwischen dem 117- bis 130-zelligen Stadium.

Bemerkenswert wäre die vorübergehende Asymmetrie des Keimes während der Abschnürung des zweiten Mikromerenpaares von den vier Zellen des sekundären Mesoderms. Man sieht eine ausgesprochene Tendenz zur Verschiebung des vorderen Teiles bald nach links, bald nach rechts, was indessen bald verwischt wird und für die Ableitung der Asymmetrie des fertigen Tieres belanglos ist.

An der animalen Seite teilen sich im ersten Quartette nur die Apicalzellen $1a^{11}$—$1d^{11}$ inäqual und annähernd radial (Fig. 43, 45), die hinteren Quadranten gewöhnlich zuerst. Die vier kleineren Zellen $1a^{111}$—$1d^{111}$ bilden wieder die Apicalrosette, die vier größeren (Intermedialzellen) $1a^{112}$—$1d^{112}$ liegen interradial zwischen den Kreuzarmen (Fig. 49).

Indem wir uns zum zweiten Quartette wenden, haben wir vor allem zu bemerken, daß der vordere Quadrant *b* in völliger Ruhe verharrt. In den übrigen Quadranten teilen sich zunächst die

drei Zellenpaare, welche unmittelbar unterhalb der Tipzellen liegen: $2a^{1.2.1} + 2a^{2.1.1}$, $2c^{1.2.1} + 2c^{2.1.1}$ und $2d^{1.2.1} + 2d^{2.1.1}$. Die Teilungen erfolgen nach verschiedenen Richtungen, jedoch in den beiden Seitengruppen harmonisch, außerdem teilt sich in den letzteren je eine Zelle der nächstfolgenden Etage: $2a^{1\,2.2}$ und $2c^{2.1.2}$ und zwar fast äqual. Es ist daran zu erinnern, daß die Teilung von $2a^{2.1.2}$ bereits in der früheren Phase zu erfolgen pflegt. In dem hinteren Quadranten teilen sich noch zwei Zellen: $2d^{2.1.2.2}$ und die vegetativ gelegene Zelle $2d^{2.2}$, beide ziemlich äqual und in derselben dexiotropen Richtung (Fig. 43—50). Von allen den hier angeführten Teilungsvorgängen wurden verschiedene Stadien mit Spindeln, Zwischenkörpern usw. beobachtet.

Mit der letzteren Teilung ist das 123-zellige Stadium erreicht, welches wir in den Fig. 49 und 50 vorführen. Es hat folgende Zusammensetzung:

im	ersten	Quartette	27 Zellen
-	zweiten	-	41 -
-	dritten	-	30 -
-	vierten	-	18 -
-	fünften	-	3 -
und			4 Makromeren
		zusammen	123 Zellen.

Die nun folgenden Hauptereignisse im fortschreitenden Furchungsprozesse betreffen die Teilungen im vierten Quartette, die erste Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms, die Abschnürung der vier weiteren Mikromeren von den vier Zellen des Urmesoderms und der Anfang der Querteilung in den Kreuzarmen, den hinteren Arm *d* ausgenommen. Die Zelldescendenz läßt sich bei den erwähnten Teilungen noch genau feststellen, weniger leicht im zweiten Quartette, wo die einzelnen Quadranten bereits aus 11—12 Blastomeren zusammengesetzt sind. Bei ihrem weiteren Zuwachs wird es geradezu unmöglich, sowohl die Zahl als die Zusammengehörigkeit der Zellen zu kontrollieren. Da sich somit in einer bestimmten Phase die Gesamtzahl der Blastomeren nicht mehr mit der erwünschten Sicherheit angeben läßt, müssen wir auf die bisherige Darstellungsweise, die auf die gleichzeitige Schilderung des Furchungsganges in allen vier Quadranten Bezug nimmt und stets den Keim als Ganzes vorführt, verzichten. Wir wenden uns vielmehr zur Schilderung der Spezialgeschichte der einzelnen Quartette, wo wir über die weiteren Schicksale ihrer Komponenten, insofern sie noch sicher eruiert werden konnten, näher berichten wollen. (Furchungsübersicht s. hinter S. 560.)

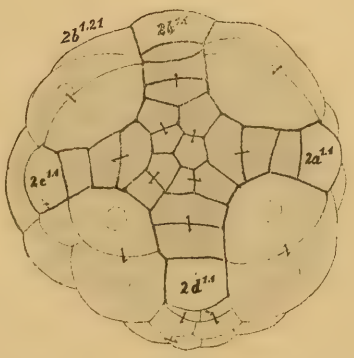
6. Geschichte des ersten Quartetts.

a) Das Kreuz.

Es wird bekanntlich bei der Furchung des Eies von Gasteropoden, Amphineuren (*Ischnochiton* Heath), Lamellibranchiaten, Anneliden (? Polycladen) eine sehr charakteristische Kreuzfigur am animalen Pole — vier Endzellen der Arme ausgenommen — ausschließlich aus Descendenten des ersten Quartetts gebildet. Dieselbe wird neulich einerseits mit Rücksicht auf ihre übereinstimmende Form und Lage, anderseits wegen des nämlichen Ursprungs und gleicher Bestimmung als eine bei all' den genannten Gruppen homologe Bildung betrachtet. Es war somit eine wichtige Aufgabe, die Entwicklung der Kreuzfigur und mit ihr die Entwicklungsgeschichte des ersten Quartetts bei *Physa* möglichst genau zu verfolgen, um sichere Anhaltspunkte für einen so vielseitigen Vergleich zu gewinnen. In erster Linie handelte es sich hierbei um die Lösung der schwierigen Frage nach der Beziehung einzelner Kreuzarme zu künftigen Organen, welche uns zum Teil gelungen ist.

Der Ursprung des Kreuzes läßt sich bis zum Furchungsstadium von acht Zellen zurückverfolgen, an welchem das erste Quartett von Ectomeren ($1a$—$1d$) noch die Elemente des Kreuzes, der Trochoblasten und der Kopfblase in sich vereinigt enthält. Diese Ectomeren erzeugen am 12-zelligen Stadium vier sog. Trochoblasten ($1a^2$—$1d^2$), sowie die Polrosette ($1a^1$—$1d^1$), aus welcher erst das ganze Kreuz hervorgeht (ausgenommen die vier Endzellen, die vom zweiten Quartette entspringen). Am 24-zelligen Stadium sieht man diese Rosettenzellen sich für ihre späteren, so wichtigen Schicksale beizeiten vorbereiten. Sie erreichten nämlich bereits in früheren Stadien eine beträchtliche Größe und treten jetzt mittels centripetaler Fortsätze in innige Beziehung zu den Makromeren, von welchen sie (wie bereits an betreffender Stelle des Näheren berichtet wurde) wahrscheinlich das gesamte Material an sog. Körnchengruppen übernehmen. Am 28-zelligen Stadium lehnen sich an dieselben vier andre vom zweiten Quartette stammende Zellen $2a^{11}$—$2d^{11}$ unmittelbar an, es sind dies sog. »Tip-cells«, die wir ebenfalls bereits kennen gelernt haben. Bei 33 Zellen findet ihre erste Teilung statt (Fig. 18). Die acht Descendenten werden nach ihrer Lage als »Apicalzellen« und »Basalzellen« des Kreuzes bezeichnet, welches jetzt aus 12 Zellen gebildet ist und recht klar am animalen Pole hervortritt (Fig. 21, 24). Seine Arme sind so orientiert, daß zwei derselben *b*

und d in die Medianebene, dagegen die andern zwei a und c in die Querebene fallen; davon ist b der vordere, d der hintere, a der rechte, c der linke. Im Stadium von 57—65 Zellen findet die Teilung der drei Basalzellen ($1a^{1.2}$—$1c^{1.2}$) statt (Fig. 30), $1d^{1.2}$ teilt sich erst bei 82 Zellen (Fig. 39). Die nach außen abgegebenen Descendenten derselben werden als »äußere Medianzellen« bezeichnet; sie verbleiben bis in das Larvenstadium ungeteilt. Etwa am Stadium von 85 Zellen beginnt die abermalige Teilung der drei Basalzellen $1a^{1.2.1}$—$1c^{1.2.1}$ (Fig. 41), dagegen bleibt $1d^{1.2.1}$ längere Zeit ungeteilt. Die nach außen abgegebenen Descendenten erhalten den Namen »innerer Medianzellen«. Auf die Teilung der Basalzellen folgt unmittelbar diejenige der Apicalzellen, welche bei etwa 116 Zellen zum Abschluß gelangt (Fig. 49). Von den acht Descendenten bilden die vier kleineren $1a^{111}$—$1d^{111}$ die Polrosette, die vier größeren kommen in die Winkel zwischen den Kreuzarmen zu liegen, daher ihr Name »Intermediatzellen«. In dieser Phase ist das Kreuz aus vier Apicalzellen, vier Intermediatzellen, vier Basalzellen, in drei Armen aus je zwei Medianzellen und im Hinterarme bloß aus einer, schließlich aus vier Tipzellen, zusammen aus 28 Zellen zusammengesetzt. Die schöne, regelmäßige Gestalt der ganzen Figur tritt an Silbernitratobjekten besonders charakteristisch hervor (Textfig. 3).



Textfig. 3.
23 zellige Kreuzfigur eines 117—123 zelligen Stadiums. Silberpräparat.

Bis zu dieser Phase hatten wir die Geschichte des Kreuzes bloß zu rekapitulieren, nachdem wir dieselbe bis zum Stadium von 123 Zellen im vorigen Kapitel dargestellt haben. Wir gehen nun zur Fortsetzung derselben über.

Vor allem ist zu beachten, daß sich der bisherige Teilungsmodus insofern verändert, als die nächstfolgenden Teilungen nicht mehr senkrecht oder schief zu den Achsen der Kreuzarme, sondern parallel mit denselben verlaufen. Die Folge davon ist der Beginn einer Längsspaltung der Arme, die mit der Teilung der inneren Medianzelle ($1b^{1.2.1.2}$) anhebt. Dieselbe ist vollkommen äqual und bilateral, die Descendenten zeichnen sich durch ihre Größe und charakteristische Form aus (Fig. 52). Unmittelbar auf diese Teilung, häufig noch vor

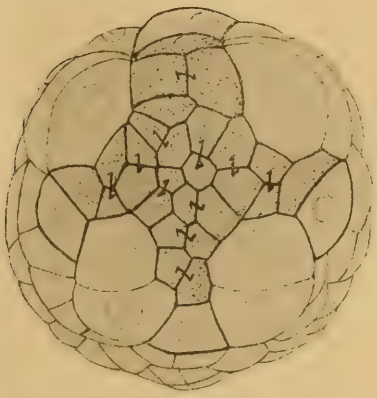
Abschluß derselben, folgt diejenige der Basalzellen $1a^{1.2.1.1}$, $1c^{1.2.1.1}$, während die um eine Generation ältere Basalzelle des hinteren Armes $1d^{1.2.1}$ bald gleichzeitig, häufiger jedoch erst viel später geteilt wird (Fig. 56). Überhaupt unterliegt ihre Teilungsperiode recht bedeutenden Schwankungen. Zur selben Zeit macht sich auf dem animalen Pole eine auffallende Einsenkung bemerkbar, die an der Basis des hinteren Kreuzarmes am tiefsten ist. Nach der Teilung beider Glieder des hinteren Armes wird sie bedeutend geringer. Das Kreuz besteht jetzt aus 27 Zellen (Fig. 56).

Bald nach der Teilung der Basalzelle oder ausnahmsweise mit ihr zugleich teilt sich auch die einzige Medianzelle des hinteren Armes $1d^{1.2.2}$; nach einigen Präparaten dürfte die Teilung der letzteren derjenigen der Basalzelle vorausgegangen sein. Sowohl die Teilung in den Querarmen als im hinteren Arm erfolgt äqual und in der Längsachse derselben. Der hintere Arm setzt sich nunmehr aus fünf Zellen zusammen, d. i. der Tipzelle und vier zu einem Viereck mehr oder weniger regelmäßig gruppierten Zellen und diese Zellenzahl wird bis zur Anlage der Organe nicht mehr vermehrt. Die Längsspaltung des hinteren Armes ist vom vergleichend embryologischen Standpunkte besonders interessant, da sie bei der so nahe verwandten Limnäidengattung *Planorbis* nach Holmes völlig ausbleibt.

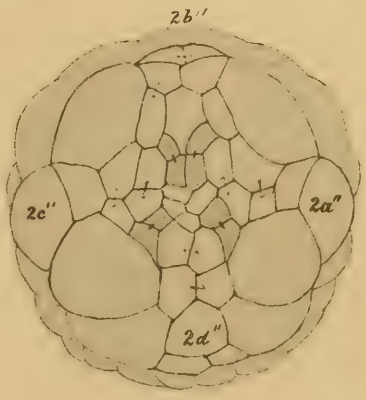
Nun schreitet die Längsspaltung der Seitenarme fort; es teilen sich die inneren Medianzellen $1a^{1.2.1.2}$ und $1c^{1.2.1.2}$ in derselben Weise wie die Basalzellen, d. i. vollkommen äqual (Fig. 59). Der karyokinetische Zusand dieser Zellen kommt zwar sehr selten zur Beobachtung, wurde aber doch an mehreren Präparaten gefunden. Ungefähr zu gleicher Zeit teilt sich auch die äußere Medianzelle des vorderen Armes $1b^{1.2\,2}$ im Sinne der Spaltung des Armes und äqual. Das Kreuz besteht sodann, die Tipzellen inbegriffen, aus 31 Zellen und zwar vier Apicalzellen, vier Intermediatzellen, je sechs Zellen in den Seitenarmen, sechs im Vorderarme und fünf im Hinterarme[1] (Fig. 61). Mit dieser Teilung ist die erste Längsspaltung der Kreuzarme vollendet. Sie erstreckte sich bloß in dem hinteren Arme durch dessen ganze Länge bis zur Endzelle, in den beiden Seitenarmen dagegen nur bis zur äußeren Medianzelle und im Vorderarme nur auf die beiden Medianzellen, denn die Basalzelle blieb ungeteilt. Vergleicht man das so-

[1] Dieser Arm ist in der Figur durch Einsenkung des apicalen Feldes ganz deformiert.

eben beschriebene und in der genannten Figur abgebildete Stadium des Kreuzes mit dem jüngeren von 23 Zellen (wie in Textfig. 3), so überzeugt man sich, daß es seine ursprünglich schlanke und symmetrische Form bereits eingebüßt hat (vgl. Textfig. 4 und Taf. XXI, Fig. 61). Dies ist eben die Folge der bedeutenden Verbreiterung der Basis seiner Arme. Indem auch sein Centrum mit jedem Schritt der weiteren Entwicklung einen größeren Umfang gewinnt, wird seine typische Gestalt in noch höherem Grade alteriert. Bevor noch die bereits oben besprochene Teilung der äußeren Medianzelle des Vorderarmes eingeleitet wurde, sieht man manchmal eine von den inneren Medianzellen desselben Armes ausnahmsweise eine Spindel anlegen. In der Regel geschieht dies erst nach vollzogener Teilung



Textfig. 4.
30zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.



Textfig. 5.
Typische 37zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.

der äußeren Medianzelle. Die vollkommen ausgebildeten Spindeln konvergieren nach vorn gegen die Medianebene. Die Teilung erfolgt in der Regel synchron und ist beinahe vollkommen äqual. Die hinteren Descendenten $1b^{1.2\ 1.2.1.1}$ und $1b^{1.2.1.2.2.1}$ umfassen die Basalzelle von den Seiten und zugleich die anliegenden Intermediatzellen, und verbinden sich mit ihren hinteren Enden mit den inneren Medianzellen der entsprechenden Seitenarme (Fig. 63). Dadurch wird der Kontakt der vorderen Intermediatzellen mit den Trochoblasten aufgehoben. Neben den beschriebenen Teilungen trägt zur weiteren Deformierung des Kreuzes auch die Teilung der Intermediatzellen bei. Sie findet in sehr wechselnder Nacheinanderfolge statt. Die Spindeln liegen mehr oder weniger radial. Die Gestalt der Descendenten ist ziemlich unregelmäßig. Die hinteren äußeren Zellen $1c^{1.1.2\ 2}$ und

$1d^{1.1.2.2}$ sind gewöhnlich größer als die übrigen und gelangen zwischen die hinteren inneren Trochoblasten und die Ansätze der Seitenarme zu liegen, wobei sie von den stark aufgetriebenen Trochoblasten mehr oder weniger überdeckt werden. Dagegen sind die äußeren Intermediatzellen der vorderen Quadranten verhältnismäßig klein und stoßen keilförmig an die Basis des Vorderarmes an. Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß nachher die Apicalzellen stets derart gruppiert werden, daß die Zelle $1d^{1.1.1}$ eine genau centrale Lage gewinnt und zwischen den Basalzellen des Hinterarmes zu stehen kommt. Zwischen $1a^{1.1.1}$ und $1c^{1.1.1}$ bleibt ein Rudiment der Polarachse nach wie vor erhalten. Das Kreuz besteht nunmehr, die Tip-cells eingerechnet, aus 37 Zellen und wird in der Textfig. 5 nach einem Silbernitratpräparate in ziemlich typischer Ausbildung wiedergegeben (S. 555); die geteilten Intermediatzellen sind punktiert, die übrigen Zellen in den Armen und die Polrosette der vier Apicalzellen sind ohne weiteres erkenntlich.

Textfig. 6.
Typische 39zellige Kreuzfigur. Silberpräparat.

Nach der Teilung der Intermediatzellen zuweilen aber noch vor ihrem Abschluß (vgl. Taf. XXII, Fig. 68), beginnt die weitere Längsspaltung der Seitenarme, indem in ihren Basalteilen, die infolge der ersten Spaltung bereits zweireihig geworden sind, neue Teilungen vor sich gehen. Der Keim zählt zu jener Zeit 170—180 Zellen. Den Anfang machen in der Regel die zwei vorderen Basalzellen $1a^{1.2.1.1.2}$ und $1c^{1.2.1.1.2}$. Sie teilen sich etwas schief und beinahe äqual und schließen sich mit den vorderen Basalzellen zu einer Querreihe zusammen. Das Kreuz besteht nach ihrer Teilung aus 39 Zellen (Textfig. 6), erhält aber bald wieder neuen Zuwachs, indem die Teilung von weiteren zwei Basalzellen unmittelbar an die Reihe kommt ($1a^{1.2\,1.1.1}$ und $1c^{1.2.1.1.1}$) (Fig. 76). Die Zeit ihrer Teilung schwankt in geringfügigen Grenzen, und ist fast äqual. Nach ihrem Abschluß sieht man an der Basis der beiden Querarme einen aus vier Zellen zusammengesetzten Bogen, dessen konvexe Seite sich dem Centrum des Kreuzes zuwendet, während

die konkave die in Teilung begriffenen Medianzellen $1a^{1.2.1.2.2}$ und $1c^{1.2.1.2.2}$ umfaßt. Die Teilung der letzteren wird bereits im Stadium von 39 Zellen angedeutet, jedoch erst am Stadium von 41 Zellen durchgeführt, worauf die Zahl der Komponenten des Kreuzes auf 43 steigt (Fig. 72). Davon entfallen auf die Seitenarme je 9, auf den Vorderarm 8, auf den Hinterarm 5 und auf die Apical- und Intermedialpartie 12 Zellen. Bei Betrachtung der zitierten Figur fällt die Umgestaltung des Kreuzes sofort auf. Seine Centralpartie wird zu einer umfangreichen stumpf viereckigen Platte, welche von dem von Haus aus kurzen Vorderarm sowie den Basalteilen der übrigen Arme gebildet wird. Die freien, nunmehr zweizelligen Endstücke der Querarme sind nach hinten umgebogen; der freie Teil des Armes *d* wird gestreckter und verbleibt in der Medianebene. Gleichzeitig erfährt die Gesamtanlage des Kreuzes eine Verschiebung nach vorn. Alle diese hier geschilderten Verhältnisse veranschaulicht unsre nach einem Silberpräparat entworfene Fig. 72. Die Gestalt, die uns hier das Kreuz bietet, erinnert eher an ein ankerförmiges Gebilde. Zur Zeit dieser Umformung ist die gastrale Einstülpung an der vegetativen Seite des Keimes bereits stark vorgeschritten. Es kommt auch bald zur Ausbildung der sogenannten Kopfblase und zur stärkeren Vermehrung des sekundären Mesoderms, welche Vorgänge auf die weitere Umformung des Kreuzes insofern von wesentlichem Einfluß sind, als es infolge derselben nach vorn geschoben und zugleich gleichsam in die Quere ausgedehnt zu werden scheint. Selbstverständlich erfolgt diese Ausdehnung ausschließlich durch rasch vor sich gehende Teilungen sowohl an der Basis der Querarme als insbesondere in der Progenitur der Intermediatzellen.

Während wir somit imstande waren, die Entwicklung des Kreuzes bis zu seiner Zusammensetzung aus 43 Zellen mit aller Sicherheit zu verfolgen und eine genaue Evidenz der Chronologie der Zellteilungen zu führen, konnte seine weitere Entwicklung nicht mehr mit derselben Exaktheit verfolgt werden. Einerseits die zunehmende Kleinheit der Zellelemente, namentlich in der Mitte des Kreuzes, anderseits die Zerrung, welche die Kreuzfigur unter gleichzeitigem Einsinken der vorderen Partie erleidet, erschweren ungemein die Beobachtung. Trotzdem ist es uns gelungen, die Zelldescendenz noch weiter zu führen und die Endschicksale der wichtigsten Zellen und Zellgruppen zu erforschen.

Wir wenden uns zunächst zur Schilderung der weiteren Teilungen im Vorderarme. Die Basalzelle bleibt ungeteilt; dagegen

teilen sich die vier Descendenten des inneren Medianzellenpaares und zwar, wie aus mehreren Präparaten hervorgeht, zuerst diejenigen der inneren, nachher die beiden äußeren. Die Teilung erfolgt in der Weise, daß sich zuerst die beiden hinteren Zellen $1b^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot1\cdot1}$ und $1b^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot2\cdot1}$ inäqual teilen, worauf erst die äquale Teilung der beiden vorderen $1b^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot1\cdot2}$ und $1b^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot2\cdot2}$ folgt (Fig. 73).

Die neu entstandenen Zellen, ebenso wie die äußeren Medianzellen verbreitern sich in der Folge immer stärker, unter gleichzeitiger Verkürzung, und bilden schließlich ein streifenförmiges Band, welches der Basalzelle quer vorgelagert ist, beziehungsweise sich neben derselben in die Breite erstreckt (Fig. 74). Diese ganze Zellgruppe ist bis zu einem Stadium, wo das ehemalige Kreuz bereits aus 70 Zellen zusammengesetzt ist, bis auf die Zellen zu erkennen. Die Tipzelle $2b^{1\cdot1}$ teilt sich nur ausnahmsweise.

Zu gleicher Zeit mit der Zellenvermehrung im Arme b vergrößert sich die Zahl der Zellen in den Seitenarmen und zwar sind es wieder die Basalzellen, an die zunächst die Reihe kommt. Zumeist teilen sich in beiden Armen vor allem die hinteren Zellen $1a^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot1}$ und $1a^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$, bzw. $1c^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot1}$ und $1c^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$ äqual, womit die dritte Generation der Basalzellen ihren Anfang nimmt. Indessen kann die Ordnung wechseln und ist oft in jedem Arme verschieden, wie dies aus der Fig. 73 zu entnehmen ist. Hieran schließt sich auch die Teilung der hinteren Medianzellen der Seitenarme $1a^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot1}$ und $1c^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot1}$, die in demselben Sinne erfolgt, wie die bedeutend früher stattfindende Teilung ihrer Schwesterzellen $1a^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot2}$ und $1c^{1\cdot2\cdot1\cdot2\cdot2}$.

Die Gesamtzahl der Zellen im Kreuze steigt mit diesen Teilungen bis auf 57. Sie verteilt sich in folgender Weise auf die einzelnen Teile desselben: die Mitte enthält 12, die Seitenarme je 14, der Vorderarm 12 und der Hinterarm bloß 5. In der Fig. 73 zählt das Kreuz bloß 53, da sich im rechten Arme nur 13, im linken 11 (anstatt 14) vorfinden[1].

Bei weiteren Teilungen, welche wegen der Verschiebung der Kreuzfigur nach vorn nicht mehr genau kontrolliert werden können, gruppieren sich die Descendenten der Basal- und Medianzellen der Hauptsache nach in parallele halbkreisförmige Reihen. Die äußeren Medianzellen der Seitenarme $1a^{1\cdot2\cdot2}$ und $1c^{1\cdot2\cdot2}$

[1] Die zum zweiten Quartett gehörenden Tipzellen sind hier stets mitgezählt worden.

und die Tipzellen der Arme ($2b^{1.1}$ ausgenommen) bleiben bis zum Ende der Entwicklungsgeschichte des Kreuzes ungeteilt.

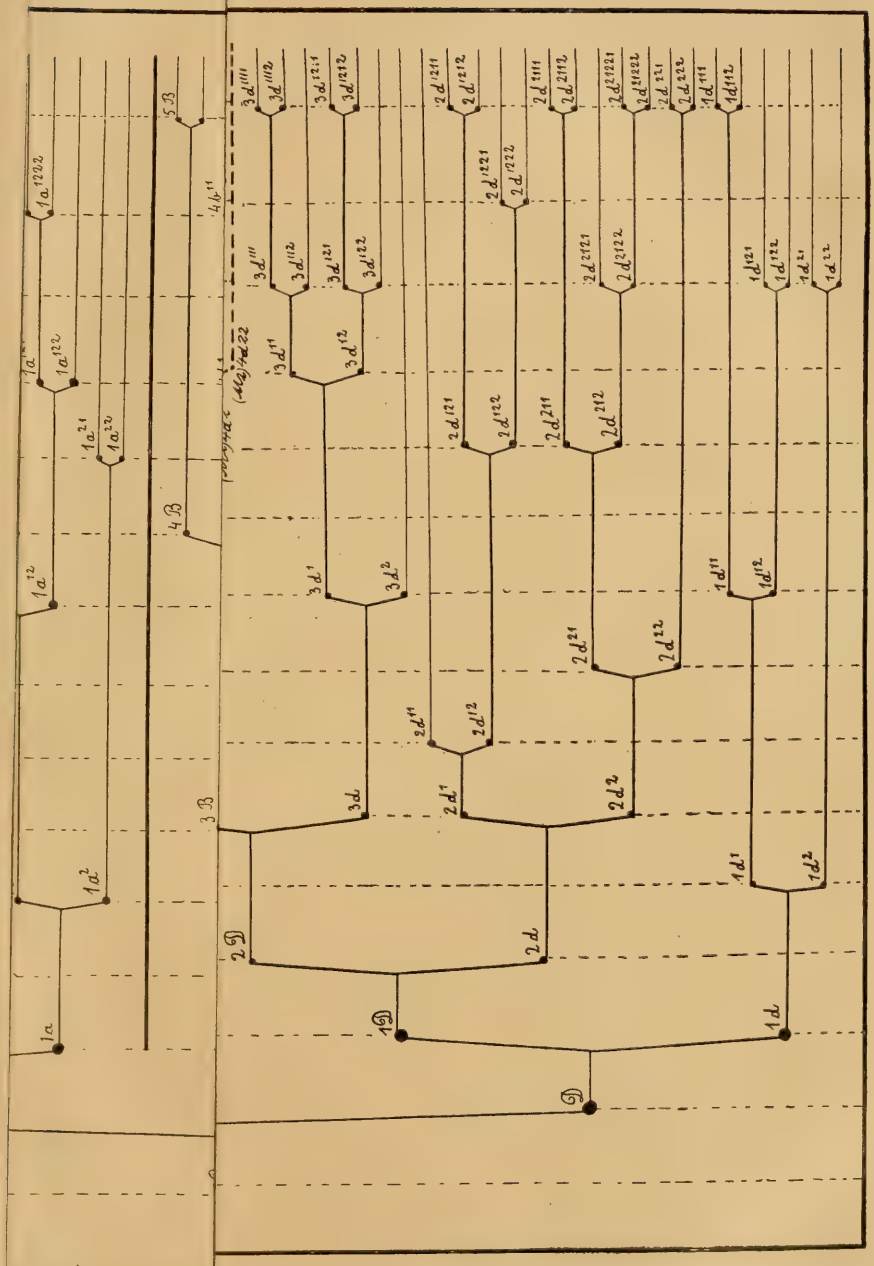
Während der so regen Furchung in den übrigen drei Armen sieht man die fünf ursprünglichen Zellen des Hinterarmes ungeteilt. Sie nehmen nur im Laufe der Entwicklung des Kreuzes bedeutend an Umfang zu und werden in ihrer ganzen Beschaffenheit den sie umlagernden vier Trochoblasten immer ähnlicher. Die regste Teilung findet wohl gegen das Ende der Geschichte des Kreuzes in den Intermediatzellen statt; leider konnte sie nicht bis ins einzelne verfolgt werden. Die Apicalzellen, welche bis zu einem Stadium von 45 bis 50 Zellen im Kreuze noch sicher ungeteilt nachgewiesen werden konnten, verbleiben allem Anschein nach auch weiterhin ungeteilt. Der helle Streifen, welcher sich in späteren Stadien als die vordere Fortsetzung des Armes *d* zwischen die Basalteile der Querarme keilartig einzuschieben scheint, besteht nach übereinstimmenden Beobachtungen an *Physa* und *Planorbis* aus den Basalzellen des Hinterarmes und den bedeutend vergrößerten und in die Quere gezogenen Apicalzellen (Fig. 74). Das Kreuz zählt bereits ungefähr 90 Zellen. Auf weiteren Stadien sieht man diese Zellen stets an Umfang zunehmen und in die Breite wachsen und die unmittelbare Folge davon scheint die zu sein, daß die Zellenplatte, in deren Mitte sie sich befinden, nach rechts und links auseinandergedrängt wird. Es ist dies die sogenannte Bilateralteilung des Kreuzes. Die seitwärts gedrängten Zellgruppen sind jetzt allseitig von hellen Zellen umlagert und heben sich als zwei rundliche flache Hügel von ihrer Umgebung immer schärfer ab, zumal in ihnen selbst die Zellfurchung äußerst rege fortschreitet und ein namentlich an Silberpräparaten auffallendes, engmaschiges Zellennetz hervorbringt (Fig. 77, 79 *sp*). Es sind dies die Anlagen der bereits älteren Embryologen bekannten Scheitelplatten[1]. Wir haben bei der Darstellung des Auseinanderweichens dieser Scheitelplatten bloß die Apicalzellen im Auge gehabt. Nun aber findet man vor denselben auf späteren Entwicklungsstadien — wie in Fig. 77—79 — noch einige andre durchsichtige und breitgezogene Blastomeren, deren Ursprung uns unklar geblieben ist. Bei *Planorbis* hat Holmes diesbezüglich recht merkwürdige Verhältnisse beschrieben. Es soll sich nach ihm die Basalzelle $1b^{1.2.1.1.}$, die ebenso wie

[1] An Silberpräparaten konnte die Zahl der das Kreuz zusammensetzenden Zellen bis zu mindestens 112 Zellen verfolgt werden.

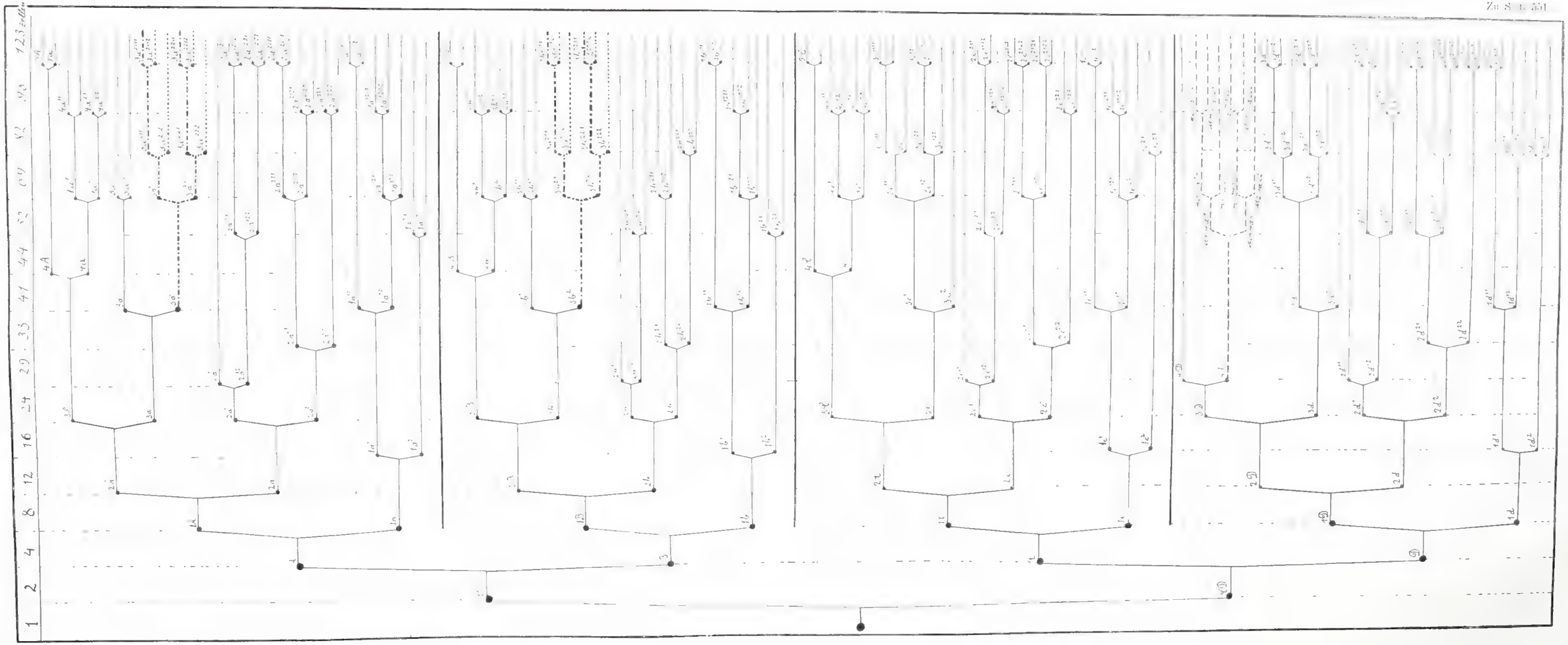
bei *Physa* die ganze Zeit passiv bleibt, durch sämtliche vor ihr gelegene Zellen, d. i. die Medianzellen und sogar durch die inzwischen geteilte Tipzelle nach vorn durcharbeiten, so daß sie schließlich mit den zwei Zellen des zweiten Quartettes $2b^{2.1.2}$ und $2b^{1.2.2}$, welche sonderbarerweise bis jetzt noch ungeteilt geblieben sind, sich verbindet. Bei dieser Wanderung soll diese Basalzelle einem Druck von hinten nachgeben. Wir wollen diese Darstellung nicht in Frage stellen. Die erwähnte Wanderung konnten wir indes bei *Physa* nicht ganz bestätigen, schon aus dem Grunde, weil die Zelle $2b^{1.1}$ bei derselben in der Regel ungeteilt bleibt. Nach einer lückenlosen Reihe von Stadien, deren Zellgrenzen genau gezeichnet wurden, sieht man allerdings auch bei *Physa*, daß sich die Basalzelle $1b^{1.2.1.1}$ schließlich unmittelbar mit der Tipzelle verbindet (Fig. 72); von den Apicalzellen trennt sie in der Regel ein Intermediatenpaar. Mit Bezug auf *Planorbis* müssen wir aber hervorheben, daß die schließliche Umwandlung der Kreuzfigur bei beiden in Rede stehenden Arten in auffallend übereinstimmender Weise verläuft.

Was das Schicksal der übrigen am Aufbau der Scheitelplatte nicht beteiligten Zellen des Kreuzes anbelangt, wäre noch zu bemerken, daß sowohl die vier Zellen des Hinterarmes als auch die äußeren Medianzellen ($1a^{1.2.2}$ und $1c^{1.2.2}$) und die Tipzellen der beiden Seitenarme neben den hinteren Trochoblasten zur Ausbildung der sog. Kopfblase verwendet werden. Die seitlichen Tipzellen vereinigen sich mit der Tipzelle $2d^{1.1}$ und umringen zusammen mit den besagten Medianzellen die Kopfblase an ihrer Basis (Fig. 78). In dem Maße, als die Kopfblase an Umfang zunimmt, werden sie schmäler und länger und die hintere Tipzelle wird unter dem Drucke der rasch anwachsenden Trochoblastzellen und infolge der zunehmenden Vorwölbung der ganzen Kopfblase stark in die Länge gezogen, bis sie streifförmig wird, wie dies aus Fig. 78 zu entnehmen ist.

In der beigegebenen Tabelle wird die Zellengenealogie der Kreuzfigur vorgeführt. Die in der oberen Rubrik angegebene Zellenzahl bezieht sich hier nur auf das erste Quartett; es sind somit die Tipzellen nicht mitgezählt. In der unteren Rubrik bedeuten die eingeklammerten Zahlen nur die durchschnittliche Zahl der Zellen in den betreffenden Stadien.

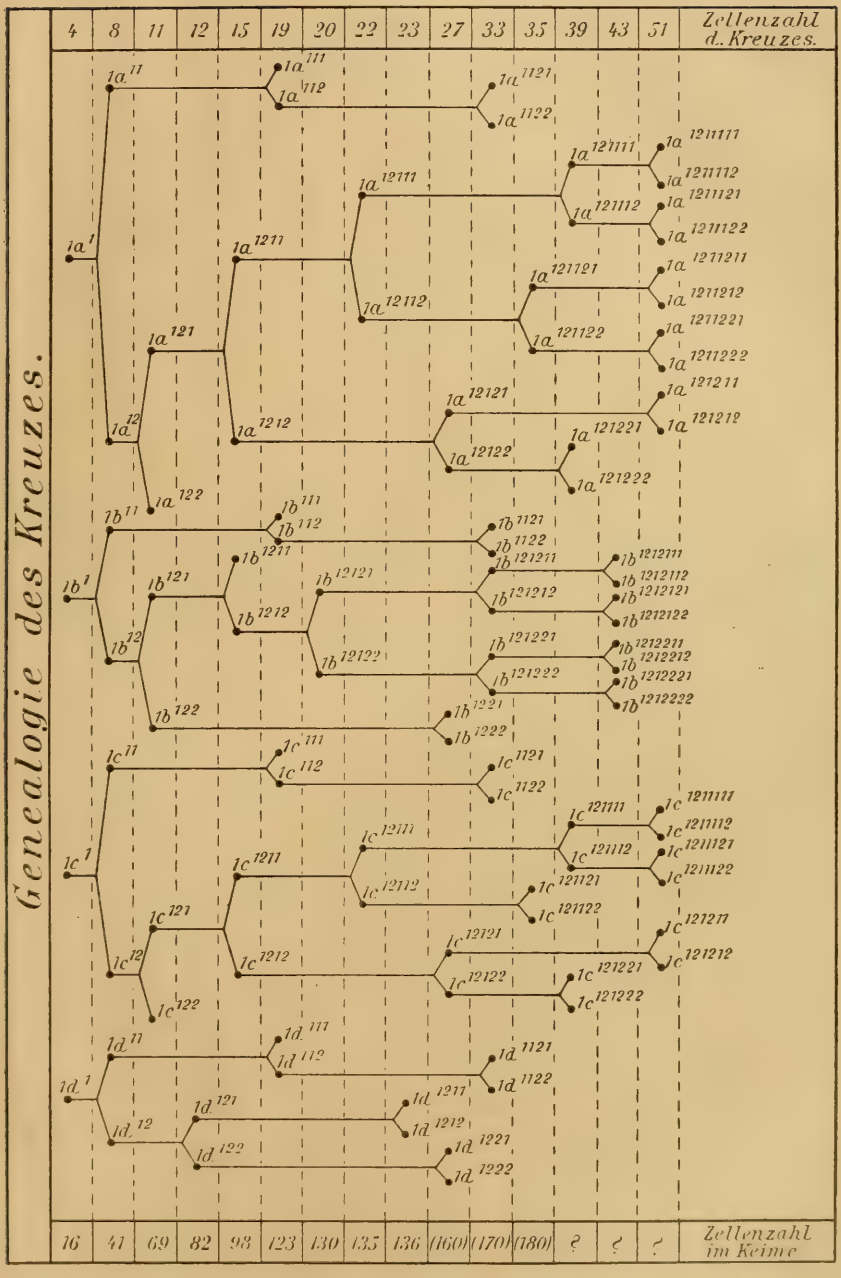


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Übersicht der Furchung bei Physa fontinalis.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Anmerkung. Die zum Kreuze gehörenden »Tipzellen« sind hier als Elemente des zweiten Quartetts nicht mitgezählt.

b. Die Trochoblasten.

Die Geschichte des ersten Quartetts wäre unvollständig, wenn wir des Schicksals der acht übrigen Glieder desselben $1a^{2\cdot1}$—$1d^{2\cdot1}$ und $1a^{2\cdot2}$—$1d^{2\cdot2}$ nicht Erwähnung täten. Wir haben bereits bei der allgemeinen Schilderung des Furchungsprozesses hervorgehoben, daß sie ihre Lage zwischen den Armen des Kreuzes unverändert behalten und keine Teilung erfahren. Die den vorderen Quadranten angehörenden Zellen bilden sich nachher zu Velarzellen um und lehnen sich von der Seite an die Scheitelplatten. Die hinteren Trochoblasten liefern, wie soeben berichtet wurde, die Hauptbestandteile der Kopfblase.

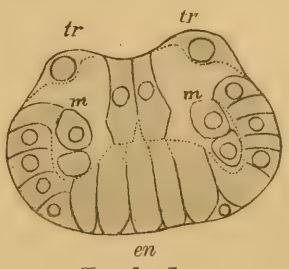
c. Bemerkungen über das sogenannte »Apicalorgan«.

Wir können die Geschichte des ersten Quartetts nicht abschließen ohne einer in theoretischer Beziehung sehr wichtigen Erscheinung zu gedenken, welche bereits in der einschlägigen Literatur öfters besprochen wurde, nämlich der charakteristischen vorübergehenden Einstülpung der apicalen Partie der Kreuzfigur. Sie erscheint im Furchungsprozesse bei *Physa* zum ersten Male am Stadium von etwa 100 Zellen, zur Zeit, wo die Teilung der Polrosette in apicale und Intermediatzellen stattfindet. Es ist vornehmlich die Mitte des Kreuzes und der hintere Arm, die zunächst einsinken (Fig. 49). Mit der Zunahme der Zellenzahl im Kreuz nehmen auch immer mehr Zellen, die an die Polrosette angrenzen, an der Einsenkung teil. Während das Kreuz 30 bis 40 Zellen enthält (Fig. 68), kann die Einstülpung mitunter so tief werden, daß es zur Bildung eines förmlichen Trichters kommt und vom vegetativen Pole aus gesehen erscheint die Stelle über der Einsenkung ganz durchscheinend; die ganze Konfiguration des Keimes täuscht in einem solchen Falle eine vom animalen Pole ausgehende Gastralinvagination vor. In der Regel ist die Einsenkung ziemlich flach, muldenförmig; diese Mulde ist seitlich von den hinteren, stark vorragenden Trochoblasten, vorn von den seitlichen Armen des Kreuzes und hinten von der Tipzelle des hinteren Armes umrandet (Textfig. 7). An späteren Stadien ändert sich das Bild insofern als sich die Vertiefung mehr in die Länge zieht und die Gestalt einer flachen nach vorn verbreiterten Rinne gewinnt.

Beim Beginn der Entodermeinsenkung verschwindet die Vertiefung der Kreuzmitte nicht, vielmehr erscheint sie infolge der

starken Vorwölbung der inzwischen auseinandergerückten Querarme noch tiefer und wird zusammen mit der ganzen Kreuzanlage, namentlich Hand in Hand mit dem Vorderarme, nach vorn und unten verschoben. Es gibt eine kurze Phase in der Entwicklung des Keimes von *Physa*, wo sich gleichzeitig an beiden Hälften derselben eine Einsenkung befindet, wodurch er die Gestalt einer beiderseits excentrisch eingedrückten Scheibe gewinnt. Die Einsenkung an der animalen Hälfte verschwindet schon während der beginnenden Ausbildung der Kopfblase vollständig, die eingesenkte Partie bildet schließlich eine aus flachen durchsichtigen Zellen bestehende Brücke zwischen den beiderseitigen Kopfplatten.

Ähnliche Einstülpung der apicalen Partie des Kreuzes ist bei *Neritina* (Blochmann), *Trochus* (Robert) beobachtet worden. Bei der letzteren Form ist sie derjenigen bei *Physa* sehr ähnlich; sie erreicht das Maximum bei 97 Zellen, ist bei 118 Zellen noch sehr deutlich, verstreicht aber bei 145 Zellen gänzlich. Nun hat A. Robert bei *Trochus striatus* an der eingestülpten Apicalfläche einige kurze, langsam schwingende Cilien gesehen, welcher Befund ihn zu weit gehenden vergleichenden Betrachtungen über ähnliche Einstülpungen und das sogenannte Apicalorgan bei Mollusken (*Crepidula*, *Ischnochiton*) und bei Anneliden (*Lepidonotus*, *Podarke*, *Capitella*) und sogar bei Polycladen führt. Die Befunde bei *Physa* liefern für einen Vergleich mit dem Apicalorgan keine Stütze, da an der eingestülpten Partie keine Cilien nachgewiesen wurden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß ihre Existenz bei gelegentlicher Nachuntersuchung wird festgestellt werden. Aber auch in diesem Falle würde dies für uns noch keinen Beweis für die Auffassung der Einstülpung als eines rudimentären Sinnesorgans liefern, welches den Ahnen der heutigen Formenkreise gemeinschaftlich war. Nach einem Vergleich der Entstehungsweise und der Endschicksale der animalen Einstülpung gewinnt man den Eindruck, daß sich diese Vorgänge bei einzelnen Formen der Mollusken und Anneliden nicht unter eine Kategorie bringen lassen. Sie erheischen, wie Robert ganz richtig bemerkt, eine sehr eingehende minutiöse Untersuchung, bevor man an eine Erklärung ihrer phylogenetischen Bedeutung schreiten kann.



Textfig. 7.
Optischer Querschnitt eines Stadiums mit 31—40 zelligem Kreuz. Schematisch.

Betreffend die physiologische Bedeutung des Einsinkens des

Kreuzcentrums bei *Physa* bin ich zur Einsicht gelangt, daß sie auf Ernährungs- bzw. Differenzierungsvorgängen beruhen dürfte, wofür in erster Linie ihr unmittelbarer Kontakt mit den Entodermelementen zu sprechen scheint (Textfig. 7).

7. Geschichte des zweiten Quartetts.

Die Entwicklung dieses Quartetts ist bereits bei der Darstellung des Furchungsprozesses bis zu einer Phase abgehandelt worden, wo es aus 41 Zellen und der ganze Keim aus 123 Zellen zusammengesetzt ist. Die einzelnen Quadranten haben dazumal folgende Zellreihen aufzuweisen:

$2a^{1.1}$	$2b^{1.1}$	$2c^{1.1}$	$2d^{1.1}$
$2a^{1.2.1.1}$	$2b^{1.2.1}$	$2c^{1.2.1.1}$	$2d^{1.2\,1.1}$
$2a^{1.2.1.2}$	—	$2c^{1.2.1.2}$	$2d^{1.2\,1.2}$
$2a^{1.2.2.1}$	$2b^{1.2.2}$	$2c^{1.2.2.1}$	$2d^{1.2.2.1}$
$2a^{1.2.2\,2}$	—	$2c^{1.2.2.2}$	$2d^{1.2.2.2}$
$2a^{2.1.1.1}$	$2b^{2.1.1}$	$2c^{2\,1\,1.1}$	$2d^{2\,1.1.1}$
$2a^{2.1.1.2}$	—	$2c^{2.1\,1.2}$	$2d^{2\,1\,1.2}$
$2a^{2.1.2.1}$	$2b^{2.1.2}$	$2c^{2.1.2\,1}$	$2d^{2.1.2.1}$
$2a^{2.1.2.2}$	—	$2c^{2.1.2.2}$	$2d^{2.1.2.2.1}$
—	—	—	$2d^{2.1\,2.2.2}$
$2a^{2.2.1}$	$2b^{2.2.1}$	$2c^{2.2.1}$	$2d^{2.2.1}$
$2a^{2.2.2}$	$2b^{2.2.2}$	$2c^{2.2.2}$	$2d^{2.2.2}$
$11a$ +	$7b$ +	$11c$ +	$12d = 41$

Man ersieht aus der obigen Tabelle, daß der hintere Quadrant *d* den übrigen in der Teilung vorausgeeilt, wogegen der vordere Quadrant *b* zurückgeblieben ist. Dies deutet auf ihre ganz verschiedene Rolle beim Aufbau des Keimes hin. Der erstere hat die Hauptmasse des ectodermalen Materials zu liefern, während der letztere bloß an der Ausbildung eines larvalen Organs, d. i. des Velums sich zu beteiligen hat.

Von den 41 oben aufgezählten Zellen haben $2a^{1.1}$—$2d^{1.1}$, die wir bereits als Tipzellen kennen gelernt haben, ihre Geschichte mit der Geburt abgeschlossen, denn sie unterliegen bei *Physa* keinen weiteren Teilungen[1], sondern vergrößern sich, wie wir es bereits wissen, sehr bedeutend während der Ausbildung der Kopfblase und drei derselben: *a*, *c*, *d* gehen in die letztere ein, während die vierte

[1] Es wurde zwar eine äquale, bilaterale Teilung von $2b^{1.1}$ dreimal beobachtet, sie scheint jedoch nur ausnahmsweise vorzukommen.

b zu einem Bestandteile des Prototrochs wird (Fig. 72—74). Hiermit haben sie ihr Endschicksal erreicht. Die korrespondierenden Zellen am vegetativen Pole $2a^{2\cdot2}$—$2d^{2\cdot2}$ bilden bekanntlich den Abschluß der mittleren Zellreihe entsprechender Quadranten, lehnen sich am vegetativen Pole unmittelbar an das Entoderm an und gewinnen dadurch an Wichtigkeit, daß die Descendenten dreier von ihnen: $2a^{2\cdot2}$—$2c^{2\cdot2}$ bei Einstülpung der Entodermplatte an die Lippenränder des Gastrulamundes zu stehen kommen und in einzelnen Fällen das Stomodäum mitbilden helfen. Daher ihr Name »Stomatoblasten«. Wenigstens hat sie Conklin und Holmes unter dieser Bezeichnung angeführt und mit den oberen Descendenten derselben Mutterzellen, d. i. mit $2a^{2\cdot1}$—$2c^{2\cdot1}$, die Wilson als Stomatoblasten bei Anneliden betrachtet, homologisiert. Sie entstehen bei *Physa*, *Planorbis*, *Umbrella*, *Crepidula*, *Limax*, *Ciona*, *Ischnochiton* und *Unio* in der Weise aus ihren Stammzellen, daß die letzteren in eine obere und eine untere Tochterzelle zerfallen, während bei Anneliden diese Teilung transversal verläuft. Unter den genannten Molluskengattungen wurde die weitere Teilung von $2a^{2\cdot2}$—$2c^{2\cdot2}$ bloß bei *Ischnochiton*, *Planorbis*, *Trochus*, *Unio* und *Physa* beobachtet. Bei letzterer und bei *Planorbis* zerfällt jede von ihnen in eine kleinere untere an die Entodermplatte unmittelbar anstoßende ($2a^{2\cdot2\cdot2}$—$2c^{2\cdot2\cdot2}$) und eine verhältnismäßig sehr große obere Tochterzelle ($2a^{2\cdot2\cdot1}$—$2c^{2\cdot2\cdot1}$), welche im weiteren Umkreise zwischen den Zellen des dritten Quartetts sich ausspannen (Fig. 46 u. f.). Die weiteren Schicksale der oberen Descendenten konnten bis zur nächsten Teilung derselben mit aller Genauigkeit verfolgt werden. Sie teilen sich nämlich alle äqual und bilateral, ihre Descendenten verbleiben lange Zeit hindurch nebeneinander und können auf sehr vorgerückten Stadien noch leicht wieder erkannt werden; *b* macht in der Teilung den Anfang, ihr folgen erst bedeutend später *a* und *c* (Fig. 60, 62, 64, 69). Das Schicksal der unteren Descendenten ist für *a* und *c* schwierig zu erforschen, denn sie bleiben bis zum Beginn der Einstülpung ungeteilt, ziehen sich bedeutend in die Länge, ihr Kern wird chromatinreicher, schließlich teilen sie sich (Fig. 70), und gelangen unter den Umbiegungsrand der Blastoporuslippen. Ihre Endschicksale werden bei der Gastrulation besprochen. Für $2b^{2\cdot2\cdot2}$ ist die Teilung ebenfalls unzweifelhaft und sehr leicht festzustellen gewesen, weil sie viel früher als diejenige von *a* und *c* erfolgt und zwar in radialer Richtung (Fig. 60).

Die Descendenten der mit den besprochenen gleichnamigen

Zelle $2d^{2.2}$, über deren Teilung bereits an andrer Stelle berichtet wurde, verhalten sich insofern anders als diejenigen von $2a^{2.2}$—$2c^{2.2}$, als die untere derselben ($2d^{2.2.2}$) nur zeitweise mit der Entodermscheibe im Kontakt bleibt und zwar mit der Makromere $4D$, jedoch infolge der Vergrößerung und Vermehrung der beiderseitigen Nachbarzellen des dritten Quartetts $3c^{2.2}$ und $3d^{2.2}$ mehr und mehr seitlich zusammengedrückt und schließlich ganz nach außen zurückgedrängt wird (Fig. 65, 67, 70) — ein deshalb charakteristisches Verhalten, weil es nach Holmes in derselben Weise bei *Planorbis* wiederkehrt. Sie verbleibt noch lange ungeteilt zwischen den Zellen des dritten Quartetts der Quadranten *c* und *d*, sogar bis zur Einstülpung des Entoderms.

Wir haben uns bei Betrachtung der Schicksale der Descendenten von $2a^{2.2}$—$2d^{2.2}$ länger aufgehalten, weil sie in vergleichend embryologischer Beziehung wichtig sind. Nun schreiten wir zur Darstellung der weiteren Veränderungen im vorderen Quadranten *b*, dessen vier Hauptzellen $2b^{1.2.1}$, $2b^{1.2.2}$ und $2b^{2.1.1}$, $2b^{2.1.2}$, so viel an unsern Präparaten festgestellt werden konnte, bis zu einem Stadium von ungefähr 120 Zellen in Ruhe verharren. Bei *Planorbis* unterliegen sie nach Holmes überhaupt keiner weiteren Teilung, sondern vergrößern sich vor der Ausbildung des Prototrochs, ziehen sich in die Quere und nehmen schließlich an der Zusammensetzung desselben wesentlichen Anteil. Der Quadrant *b* zeichnet sich an späteren Stadien infolgedessen durch seine im Verhältnisse zur bedeutenden Breite geringe Kürze aus, was Holmes der Verschiebung des apicalen Poles nach vorn zuschreibt und in letzterer auch die Ursache des Ausbleibens der Furchung dieser vier Zellen erblickt, wobei er jedoch auch ihre Schicksale mitspielen läßt. Die Verschiebung des apicalen Poles nach vorn, welcher diejenige des vorderen Kreuzarmes folgt, scheint allerdings einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung in die Länge des im Wege stehenden Quadranten *b* auszuüben, zumal er auch gegen die vegetative Hälfte hin keine günstigen Bedingungen für eine unbehinderte Entwicklung findet. Jedoch würden diese Erklärungen keineswegs zur Beantwortung der Frage ausreichen: warum sich die Zellen dieses Quadranten nicht in querer Richtung teilen, sobald in derselben kein Druck hemmend entgegenwirkt?

Die Verhältnisse bei *Physa* und zum Teil auch bei *Planorbis* sprechen gegen die Erklärungsweise Holmes'. Was erstlich die »forward rotation of the apical pol« betrifft, so erklärt sie keineswegs, warum der Quadrant *b* (zweites Quartett) in denjenigen Phasen ungeteilt verharrt, wo noch keine Vorwärtsverschiebung des apicalen

Poles und folglich auch gar kein Druck existiert. Ferner stellt sich bei *Physa* heraus, daß nicht nur sämtliche vier in Rede stehenden Zellen eine und zwar äquale Teilung erfahren, sondern daß sich die Descendenten späterhin von neuem teilen.

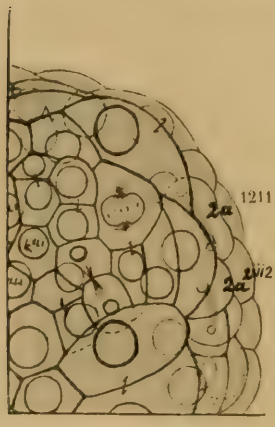
Die Teilung von $2b^{1\cdot2\cdot1}$ und $2b^{2\cdot1\cdot1}$ findet zu verschiedenen Zeiten statt, manchmal recht früh, an etwa 130-zelligem Stadium, bei 25 Zellen in der Kreuzfigur, zumeist aber bedeutend später (Fig. 67, 68). Charakteristisch ist der Umstand, daß die sich teilenden Zellen vorher ihre ursprüngliche Lage aufgeben und nach den Seiten auseinanderweichen, so daß die Tipzelle $2b^{1\cdot1}$ in unmittelbare Berührung mit dem vegetativen Schwesterpaare $2b^{1\cdot2\cdot2}$ und $2b^{2\cdot1\cdot2}$ gelangt. Der Vorgang ist aus der Fig. 67 ohne weiteres ersichtlich. Die Tochterzellen kommen in demselben Niveau nebeneinander zu stehen. Die Teilung von $2b^{1\cdot2\cdot2}$ und $2b^{2\cdot1\cdot2}$ erfolgt zu einer Zeit, als sich sowohl in der Entodermplatte als auch im Kreuze mindestens je 30 Zellen befinden (Fig. 60, 62). Hier verbleiben die Mutterzellen im gegenseitigen Kontakt in der Medianebene, die abgeschnürten Tochterzellen rücken mehr nach unten und liegen in den Ecken zwischen der inzwischen geteilten Zelle $2b^{2\cdot2\cdot1}$ und den Zellen des dritten Quartetts von *a* und *b*. Beiden Teilungen ist das Eine gemeinsam, daß sie bei äqualer Zelldurchschnürung mehr in die Breite gehen, wie wir das für den Vorderarm des Kreuzes kennen gelernt haben. Allenfalls ist hierbei ein Einfluß der besagten Verschiebung der oberen Partie des Keimes nach vorn mit im Spiele, die Teilung selbst ist aber von demselben unabhängig. Somit könnte man nur den zweiten von Holmes vermuteten Grund des Ausbleibens der Teilung der obengenannten vier Zellen bei *Planorbis* (falls kein Beobachtungsfehler vorliegt) als plausibel gelten lassen, daß nämlich im gewissen Grade auch ihre Schicksale dasselbe bedingen und erklären. Da aber ihre Schicksale für *Physa* dieselben sind, d. i. die Beteiligung an der Bildung des Velums, und dennoch eine Teilung stattfindet, so ist es höchstwahrscheinlich, daß sie auch bei *Planorbis* stattfindet.

Bezüglich dieser Teilungen wäre noch zu bemerken, daß die beiderseitigen Zellen sich nicht immer gleichzeitig teilen, sondern öfters eine von ihnen bereits geteilt ist, während sich der Kern der andern noch im Ruhestadium befindet.

In den korrespondierenden Zellen der seitlichen Quadranten *A* und *C* findet die Teilung von $2a^{2\cdot1\cdot1}$, $2a^{2\cdot1\cdot2}$ und $2c^{2\cdot1\cdot1}$, $2c^{1\cdot2\cdot1}$ zu recht verschiedener Zeit statt, häufig zugleich mit den Teilungen im

Quadranten *B*. Es konnte an mehreren Präparaten festgestellt werden, daß sie bald schon am Stadium mit 19 Zellen, bald erst mit 23 Zellen im Kreuze erfolgt.

Die betreffenden Descendenten der soeben besprochenen Teilungen gruppieren sich halbmondförmig um die Tipzellen. Die Zelle $2a^{1\cdot1}$ wird von außen von $2a^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot2}$, $2a^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1}$, $2a^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$ und $2a^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot1}$, die Zelle $2c^{1\cdot1}$ von $2c^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot1}$, $2c^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$, $2c^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1}$ und $2c^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot2}$ umgürtet. Diese Zellen werden etwa bei 38 Zellen im Kreuze gebildet, aber niemals zu gleicher Zeit. Die Art und Weise, in welcher die Teilungen in allen drei Zellen vor sich gehen, ist am besten aus der nebenstehenden Textfigur 8 zu entnehmen, wo sich eben die vordere rechte Zelle $2a^{1\cdot2\cdot1\cdot1}$ zerschnürt. Die Teilung der hinteren benachbarten Zelle $2a^{1\cdot1\cdot2\cdot1}$ zeigt Fig. 59 am Stadium von 180 Zellen und 31-zelligem Kreuze. Die vordere Mutterzelle an der linken Seite $2c^{2\cdot1\cdot1\cdot1}$ teilt sich in ähnlicher Weise wie die rechte subäqual am 170-zelligen Stadium (Fig. 63). Die Teilung von $2c^{1\cdot2\cdot1\cdot1}$ erfolgt zugleich mit $2a^{2\cdot1\cdot1\cdot1}$ am ungefähr 180-zelligen Stadium.



Textfig. 8.
Ausschnitt aus einer Figur mit 40 zelligem Kreuz.

Durch weitere Teilungen wird der erwähnte vierzellige Halbmond der seitlichen Tipzellen achtgliedrig. Genau wurde noch die Teilung der mittleren Zellen $2a^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1}$ und $2a^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$ verfolgt, ferner von $2c^{2\cdot1\cdot1\cdot1\cdot2}$ und $2c^{1\cdot2\cdot1\cdot1\cdot1}$, welche bei 35 Zellen im Kreuz stattfindet.

Im gleichen Schritt mit den aufgezählten Zellen teilen sich auch die benachbarten Descendenten der Zellen $2a^{1\cdot2\cdot2}$, $2a^{2\cdot1\cdot2}$ und $2c^{2\cdot1\cdot2}$, $2c^{1\cdot2\cdot2}$. Die Zelle $2a^{1\cdot2\cdot2\cdot1}$ teilt sich bei etwa 35 Zellen im Kreuze; das Zellenpaar $2a^{2\cdot1\cdot2\cdot1}$ und $2a^{2\cdot1\cdot2\cdot2}$, sowie die Zelle $2c^{1\cdot2\cdot2\cdot1}$ teilen sich bei 38 Zellen im Kreuze (Fig. 65). Die an $2c^{2\cdot2\cdot1}$ angrenzende Zelle $2c^{1\cdot2\cdot2\cdot2}$ teilt sich desgleichen äqual bei 27 Zellen im Kreuze, es wurde ferner auch noch die Teilung von $2c^{1\cdot2\cdot2\cdot1}$ und $2c^{1\cdot2\cdot1\cdot2}$ festgestellt. Diese und ihnen entsprechenden Teilungen beginnen erst zu jener Zeit, wo die Basalteile der Seitenarme des Kreuzes durch neue Zellaufteilungen 3—4zeilig zu werden beginnen.

Indem wir uns den Teilungsvorgängen im hinteren Quadranten *D* zuwenden, müssen wir bemerken, daß zwar mehrere Teilungen in demselben an späteren Stadien zur Beobachtung gelangten, jedoch

konnte nur für wenige die Descendenz sicher ermittelt werden, da bei gleichzeitiger, rascher Teilung in den Quadranten *C* und *D* im dritten Quartette öfters Verschiebungen stattfinden, welche die Orientierung stören. Die festgestellte Descendenz an einzelnen Zellen wurde in den Figuren 56—70 ersichtlich gemacht und in unsre genealogische Tabelle (s. hinter S. 576) aufgenommen.

Wie aus der letzteren ersichtlich ist, wurden im ganzen vom zweiten Quartette 77 Descendenten genetisch verfolgt. Die Unterschiede in der Zellvermehrung in den einzelnen Quadranten können am leichtesten an dieser Tabelle überblickt werden. Sie zeigt, daß der Quadrant *A* aus 20, *B* aus 15, *C* aus 23 und *D* aus 19 Zellen besteht, daß also die Entwicklung in allen vier Quadranten ziemlich gleichmäßig abgelaufen ist. Der geringe Unterschied zwischen den beiden seitlichen Quadranten *A* und *C* hat für die Symmetrie des Keimes keine Bedeutung, dagegen zeigt die schwache Descendenz von $2b$, welche am Stadium von etwa 180 Zellen oft kaum 10 Zellen beträgt, daß dieser Quadrant nur eine untergeordnete Rolle im Aufbau des Keimes spielt. In der Tat geht aus seinen Abkömmlingen ein Teil des Velums und der Wandungen des Oesophagus hervor, während die Quadranten *A*, *C* und *D*, insbesondere aber der letztere, die Hauptmasse des somatischen Epithels liefern.

Sehr charakteristisch für die Mutterzellen aller vier Quadranten ist die Erzeugung von kleineren Descendenten bei ihrer ersten Teilung, welche sich während der ganzen Entwicklung passiv verhalten. Es sind nämlich die Tipzellen, deren Verhalten und Endschicksale bereits oben besprochen wurden. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die unteren Descendenten von $2a^{2.2.1}$ und $2c^{2.2.1}$, welche bis zum Beginn des Verschlusses des Blastoporus ungeteilt bleiben.

8. Geschichte des dritten Quartetts.

Die exakte Erforschung der Entwicklung des dritten Quartetts, womöglich bis in die spätesten Phasen, hielt ich für eine sehr wichtige und dankbare Aufgabe. Es handelt sich nämlich hierbei nicht nur um sichere Anhaltspunkte für vergleichende Betrachtungen über das aus diesem Quartette entspringende »sekundäre Mesoderm«, sondern auch über seinen vermutlichen Anteil an der Konstituierung der Entodermanlage und der ektodermalen Organe. Übrigens bin ich außerdem betreffs des sekundären Mesoderms speziell bei *Physa* eine Erweiterung und ausführlichere Begründung derjenigen Angaben schuldig gewesen, die ich in der vorläufigen Mitteilung vom Jahre 1897 über

dessen Ursprung aus dem dritten Quartette veröffentlicht habe. Es ist mir gelungen, die Descendenz bis zu 57 Zellen zu führen, also bis zu dieser verhältnismäßig hohen Zellenzahl eine sichere Basis für vergleichende Studien zu schaffen.

Über den Gang der Entwicklung des in Rede stehenden Quartetts von seiner Anlage an bis zu einer Phase, wo es bereits 30 Zellen zählt, d. i. bis zu demjenigen Stadium, wo der ganze Keim aus 123 Zellen aufgebaut ist, haben wir bereits oben eingehend berichtet und wollen an dieser Stelle bloß an die Hauptpunkte erinnern. Wie aus der Übersicht der Furchung S. 551 ersichtlich ist, entstehen am Stadium von 28—33 Zellen aus $3a$—$3d$ vier neue Zellen durch eine radiale und inäquale Teilung, welche uns hier insofern interessiert, als sie bei typischer Furchung discordant verläuft, so zwar, daß an der vegetativen Eihälfte zwei große vordere Zellen zwei kleinen hinteren entsprechen (Taf. XIX, Fig. 22—27) und an der animalen gerade das Gegenteil stattfindet (Taf. XIX, Fig. 21, 24), ferner, daß die Furchungsrichtung beider Paare ebenfalls entgegengesetzt ist. In diesem Teilungsmodus sind bereits die Bedingungen für den Unterschied in der weiteren Entwicklung der beiden Quadrantenpaare und somit auch des ganzen Keimes gegeben und die Rolle einzelner Glieder derselben vorgezeichnet. Aus den zwei großen vorderen Descendenten $3a^2$, $3b^2$ soll sich nämlich das sekundäre Mesoderm in der Folge entwickeln, sie haben somit noch mehrere Teilungen durchzumachen, bis sie schließlich als reine Mesodermzellen in die Furchungshöhle ihre weiteren Schicksale übertragen. Dagegen verbleiben ihre kleineren, den beiden hinteren Quadranten angehörigen Altersgenossen $3c^2$, $3d^2$ bis in sehr vorgerückte Entwicklungsstadien des Keimes in Ruhe, um endlich drei Paare von Nachkommen zu erzeugen. Ähnlich verhält es sich mit den vier Zellen der oberen Etage. Die zwei vorderen kleineren machen verhältnismäßig wenige Teilungen, und diese erst ziemlich spät, durch; ihre Descendenten spielen eine untergeordnete Rolle am Aufbau des Keimes, wogegen die größeren hinteren Zellen $3c^1$ und $3d^1$ ihrer späteren Rolle entsprechend mehrere Differenzierungsteilungen durchmachen.

Sehr charakteristisch für die nächstfolgenden Entwicklungsphasen des dritten Quartetts ist das frühe Auftreten der bilateralen Teilung in allen seinen Gliedern, ausgenommen zwei, d. i. $3c^2$ und $3d^2$, in welchen sie, wie erwähnt, erst viel später vor sich geht. Es sind wieder die korrespondierenden größeren, aber in verschiedenen Etagen liegenden Zellen, nämlich $3a^2$, $3b^2$, $3c^1$, $3d^1$, die sich fast

gleichzeitig äqual und bilateral teilen; die beiden vorderen liefern die beiderseitigen paarigen Anlagen des sekundären Mesoderms, die beiden hinteren hauptsächlich das Material für die somatische Ectodermplatte. Die vier Mesodermanlagen $3a^{2.1}$, $3a^{2.2}$, $3b^{2.1}$, $3b^{2.2}$ lehnen sich dem Entoderm von den Seiten unmittelbar an, dessen vordere Begrenzung durch eine Zelle des zweiten Quartetts $2b^{2.2}$ bewerkstelligt wird. Die hinteren ectodermalen Glieder stehen über den unpaaren Schwesterzellen $3c^2$, $3d^2$, welche sich wieder an das Mesoderm und Entoderm anlehnen (Fig. 33).

Recht bald und ohne längere Vorbereitung folgt die bilaterale Teilung der beiden vorderen kleineren Zellen $3a^1$, $3b^1$ (Fig. 36); ihre kleinen Descendenten $3a^{1.1}$, $3a^{1.2}$, $3b^{1.1}$, $3b^{1.2}$ haben ein helles Plasma und kleine Kerne und lehnen sich oben an die entsprechenden Trochoblasten, unten an die entsprechenden Mesodermzellen an. Nach dieser Teilung bestehen die vorderen Quadranten aus je zwei Paaren, die beiden hinteren dagegen aus je drei Zellen, das ganze Quartett also aus 14 Zellen. Während die letztgenannte Teilung noch im Gange ist, bereiten sich schon die vier Mesodermanlagen zur neuen Teilung vor, welche aber diesmal schief gegen die vorhergegangene, bilaterale ausgeführt wird. Unsre Fig. 36 und 40 zeigen ihre Richtung und ihren Ausgang so genau, daß eine nähere Beschreibung überflüssig ist. Die kleinen im Absatze »Furchung« als zwerghafte Zellen bezeichneten Descendenten werden mit Chromatin reich ausgestattet und der nunmehr aus zehn Zellen bestehenden Ectodermplatte zugefügt, mit der sie von nun an unzertrennlich verbunden bleiben. Nach vollzogener Teilung senden die Mesodermanlagen lange Fortsätze gegen die Furchungshöhle aus, mittels deren sie sich mit dem Entoderm für kurze Zeit in innigen Kontakt setzen.

Die hinteren paarigen Zellen $3c^{1.1}$, $3c^{1.2}$ und $3d^{1.1}$, $3d^{1.2}$ (Fig. 33), welche bisher mit den vorderen im Furchungsgange gleichen Schritt hielten, tun dies auch jetzt; sie schnüren nämlich, wie aus den Fig. 40—42 ersichtlich ist, ebenfalls gegen den vegetativen Pol zu zwerghafte und verhältnismäßig ziemlich chromatinreiche Zellchen ab und schwellen im Laufe dieses Vorganges ebenso wie die Mesodermanlagen vor dem Abschnüren ihrer kleinen Zellen mächtig an, was auf wichtige, innere, mit diesem Vorgange verbundene Prozesse hinzudeuten scheint. Vergleicht man die Art der Zusammensetzung des dritten Quartetts in dieser Entwicklungsphase bei *Physa* und *Planorbis* (Holmes), — bei letzterer Gattung mit Zuhilfenahme der Fig. 24, so fällt die überraschende Übereinstimmung im Erfolg der

bisherigen Teilungen sofort auf. Indem wir an dieser Stelle diese Tatsache mit Nachdruck hervorheben und sie erst später für unsre Homologieschlüsse ausnutzen wollen, fügen wir gleich hinzu, daß in der Weiterentwicklung des Mesoderms bei den erwähnten zwei Gattungen von nun an namhafte Differenzen auftreten, welche wir weiter unten eingehend besprechen.

Wir schreiten nun zur weiteren Übersicht der Zellenvermehrung im dritten Quartette bei *Physa*. Kaum, daß die soeben erwähnten zwerghaften Zellen seitens der hinteren zwei Makromerenpaare abgeschnürt worden sind, bereiten sich schon die beiden vorderen Paare $3a^{2\cdot1\cdot1}$, $3b^{2\cdot1\cdot1}$ und $3a^{2\cdot2\cdot1}$, $3b^{2\cdot2\cdot1}$ zur Abschnürung von zwei neuen, diesmal etwas größeren Mikromerenpaaren, die aber erst im Stadium von über 112 Zellen ganz vollzogen wird (Fig. 38, 46, 48). Diese zwei neuen Paare schließen sich den vorher erzeugten und an das Entoderm angefügten unmittelbar an. Die in hohem Grade inäquale und in kurzen Intervallen sich zweimal wiederholende Teilung der vier Mesodermanlagen deutet unsrer Ansicht nach auf einen recht erfolgreichen Differenzierungsprozeß hin. Es mag nebenbei erwähnt werden, daß zu gleicher Zeit das bisher durch ein einziges Zellenpaar repräsentierte Urmesoderm sich ebenfalls geteilt hat und somit eine vollkommene Harmonie in der Anlage der vorderen und hinteren Mesodermstreifen besteht. Jede von ihnen setzt sich aus je vier Makromeren zusammen, nur besitzt das Urmesoderm um ein Mikromerenpaar mehr, welches zwar nach dem Vorbilde des vom sekundären Mesoderm abgeschnürten ersten Paares von Zwergzellen entstanden ist und ebenfalls der Entodermscheibe angefügt wurde, ja sogar noch jetzt nicht ganz in die Furchungshöhle versunken ist, jedoch später in dieselbe vollständig versinkt, was mit den entsprechenden Zwergzellen des sekundären Mesoderms nicht der Fall ist. Werfen wir, bevor wir weiter gehen, noch einen raschen Blick auf die Zusammensetzung des dritten Quartetts etwa auf dem Stadium von 116—123 Zellen, so sehen wir, daß jeder vordere Quadrant aus je acht Zellen und jeder hintere aus je sechs bzw. sieben Zellen besteht, je nachdem sich bloß eine oder beide Makromeren zum zweiten Male geteilt haben. Im letzteren Falle beträgt die Gesamtzahl seiner Komponenten 30, d. i. diejenige Ziffer, zu der wir die Geschichte dieses Quartetts in der allgemeinen Darstellung des Furchungsganges bereits geführt haben.

Unsre weiteren Angaben über die Entwicklung dieses Quartetts müssen naturgemäß in zwei Rubriken zerfallen. In der ersten

wollen wir die weiteren Schicksale der vier Mesodermzellen, welche wir von nun an kurz mit *SM* bezeichnen wollen, behandeln, in der zweiten dagegen die Schicksale der übrigen Zellen. Wir haben die ersteren in dem Augenblicke verlassen, wo sie in die Furchungshöhle zu versinken begonnen haben. Betrachtet man sie in jener Phase im optischen Querschnitt, so sieht man (Fig. 51), daß sie mit ihren dicken Fortsätzen tief in der Furchungshöhle stecken, so daß nur kleine Teile ihrer äußeren Oberflächen hinter den Mikromeren von außen sichtbar sind (vgl. Fig. 57). Sehr bald aber, etwa zwischen dem 124- und 130-zelligen Stadium, treten sie wieder aus der Furchungshöhle mit einem großen Teil ihres Körpers an die Keimoberfläche heraus und dies ist der Zeitpunkt, wo sie die Teilungsspindeln ausbilden[1]. Die Teilung ist fast äqual (Fig. 54), eine von den Tochterzellen wird nach hinten und oben geschoben, die andre schaut, wie vorher die Mutterzelle, aus der Furchungshöhle heraus, alle acht stellen sich nach vollzogener Furchung und nach Übergang in das Ruhestadium so auf, daß sie eine in der Mitte ziemlich breit unterbrochene halbkreisförmige Doppelreihe bilden, wobei die Glieder derselben in schiefer Richtung hintereinander zu stehen kommen. Später wird aus dieser doppelten Reihe bloß eine einfache. Das Nähere ist aus den Fig. 58—66 zu ersehen. Wir wollen nur den Leser darauf aufmerksam machen, daß die beiden Mesodermanlagen, d. i. die vordere und die hintere, jetzt schon einen (mit Ausnahme einer Lücke im vorderen Keimbezirke) geschlossenen Ring bilden. Die neu entstandenen vier Zellen bilden die erste Generation der sekundären Mesodermzellen, welche wir mit SM^2 bezeichnen wollen[2]. Die nachfolgende Generation wird erst bedeutend später, etwa auf einem Stadium von etwa 160 Zellen angefangen, erzeugt. Während sich die acht Zellen zur Erzeugung einer neuen Generation vorbereiten, sieht man sie wieder in je zwei Doppelreihen gruppiert (Fig. 66). Der Vorgang der Teilung scheint längere Zeit in Anspruch zu nehmen und ist bei dieser hohen Zellenzahl im Keime schwer im einzelnen zu verfolgen, es kann jedoch als eine feststehende Tatsache angegeben werden, daß die Teilung eine beinahe vollkommen äquale

[1] Das Versinken der Mesodermzellen in die Furchungshöhle und ihr Wiederauftauchen ist vom entwicklungsmechanischen Stande eine sehr interessante Erscheinung, welche nach unsrer Ansicht durch den Turgor der Zellen und ihre gegenseitige Pressung nicht erklärt werden kann, sondern als aktiv angesehen werden muß.

[2] $3a^{21112}$, $3a^{22112}$, $3b^{21112}$ und $3b^{22112}$.

ist und, nach vielen Figuren zu schließen, nicht synchron vor sich geht, so daß man Stadien mit 10, 12, 14, 16 Zellen findet, wo bald diese, bald jene, bald auf der rechten, bald auf der linken Seite geteilt ist (Fig. 66, 82).

Nachdem nun das sekundäre Mesoderm sich bis auf 16 Zellen vermehrt hat, hat auch der Keim eine hohe Entwicklungsstufe erreicht. Das erste Quartett zählt jetzt über 40, das zweite beiläufig 60, das dritte etwa 50 Zellen usw. Es braucht somit kaum erörtert zu werden, wie schwer sich die weitere Verfolgung der Schicksale des sekundären Mesoderms bei einer so hohen Zellenzahl gestalten muß. Mich hat die weitere Descendenz deshalb interessiert, weil ich, aus den Verhältnissen bei *Unio* schließend, in dem sekundären Mesoderm eine innige Beziehung zu einem larvalen Organe, d. i. zu der Urniere, zu finden hoffte. Diese Frage wollen wir im Kapitel »Urniere« näher besprechen. Hier mag in bezug auf die weitere Produktion von Descendenten des sekundären Mesoderms über 16 Zellen hinaus nur soviel bemerkt werden, daß in den nächstfolgenden Phasen die äquale Teilung zweifellos noch weiter in allen 16 Zellen vor sich geht, jedoch wieder in einer sehr unregelmäßigen Aufeinanderfolge. In sehr vorgerückten Stadien, namentlich während der Gastrulation, treten auffallend inäquale Teilungen auf, es werden nämlich nach dem Vorbilde der Urmesodermzellen seitens der Zellen des sekundären Mesoderms chromatinreiche Mikromeren erzeugt (Fig. 84), denen wir in den allgemeinen Betrachtungen über das Mesoderm bei *Physa* noch einige Worte widmen wollen.

Wir haben noch die weitere Entwicklung von denjenigen Zellen des dritten Quartetts zu besprechen, welche dem sekundären Mesoderm nicht angehören. Unsre Beobachtungen über ihre Teilungen lassen sich kurz zusammenfassen, denn es wurde nur die Teilung von 13 Zellen derselben sicher festgestellt. Die am hinteren Rande der Entodermplatte liegenden Zellen $3c^2$ und $3d^2$, welche bis zum Stadium von etwa 134 Zellen in Ruhe verharren, teilen sich zweimal stark inäqual; am Gastrulastadium wurde noch eine dritte Teilung beobachtet. Die kleinen Descendenten liegen sodann unmittelbar an die Entodermplatte angeschlossen und nach außen von ihnen die Mikromeren andrer Mutterzellen der Quadranten *c* und *d*. Die Richtung dieser Teilungen, sowie die Größe und Gruppierung der Descendenten ist aus den Fig. 57, 64, 69 ersichtlich.

Die paarigen Zellen in den vorderen Quadranten $3a^{1.1}$, $3a^{1.2}$, $3b^{1.1}$ und $3b^{1.2}$ teilen sich vollkommen übereinstimmend radial und

fast äqual auf einem Stadium von beiläufig 150 Zellen (Fig. 57). Ihre unteren Descendenten schließen sich unmittelbar den von den Mesodermanlagen erzeugten Mikromeren an und wachsen später stark in die Quere, was sich auch an ihren Schwesterzellen feststellen läßt (Fig. 67). Ihre weiteren Teilungen erfolgen erst während des Verschlusses des Blastoporus, wenigstens ist eine derselben sicher festgestellt worden (Fig. 71). Von den vier Descendenten der Zellen $3c^{1\cdot1\cdot1}$, $3d^{1\cdot1\cdot1}$ und $3c^{1\cdot2\cdot1}$, $3d^{1\cdot2\cdot1}$ beginnen einige ihre weitere Teilung bereits bei 134-zelligem Keime, andre hingegen erst bei 134—150-zelligem und zwar sind es die unteren Paare, an welche zunächst die Reihe kommt. Ihre fast äqualen Descendenten liegen anfangs in demselben Niveau nebeneinander, später werden sie etwas schief verschoben (vgl. Fig. 53, 57, 62).

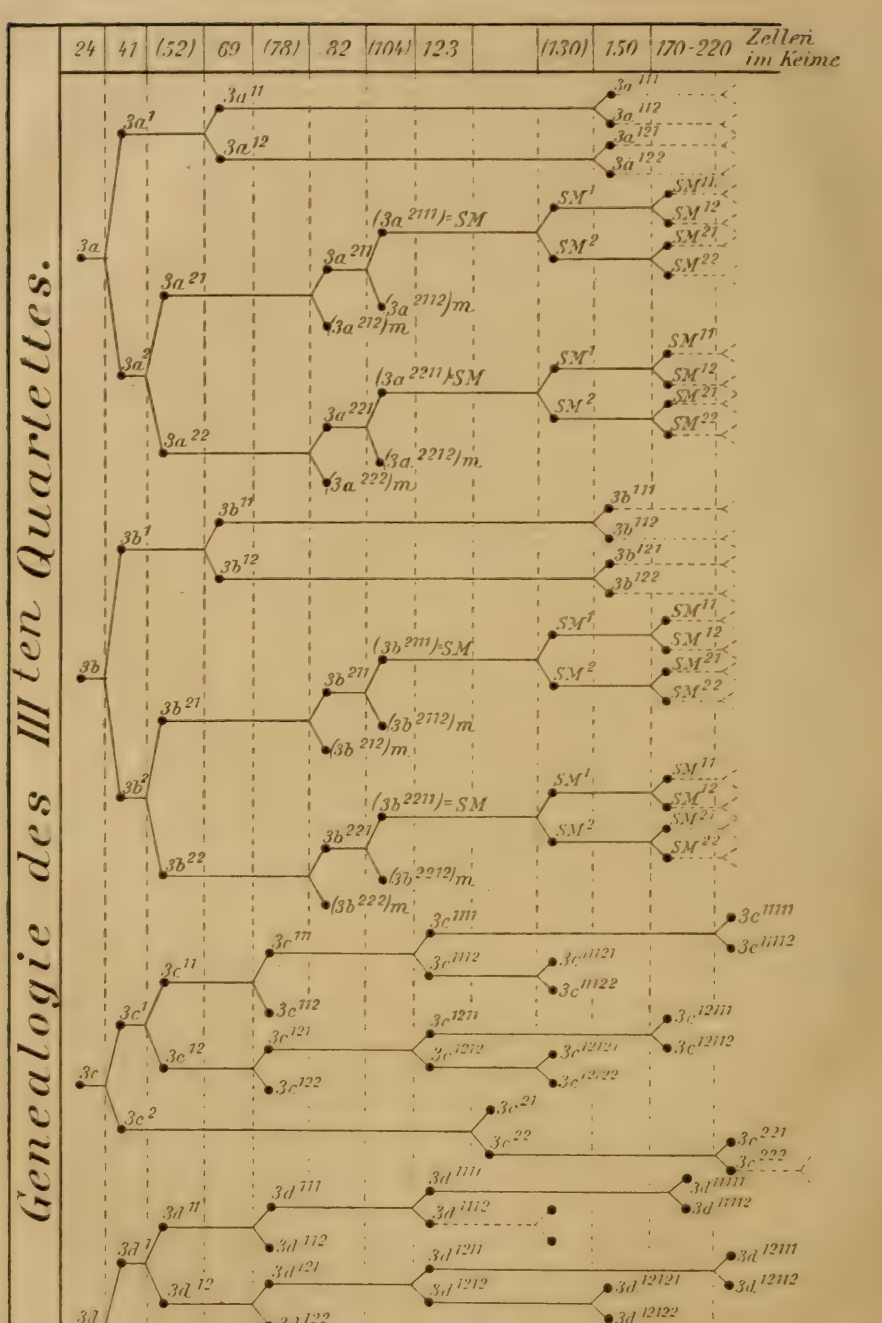
Nach erreichten 170 Zellen bis zum Stadium von 180 Zellen findet die Teilung der oberen Paare statt, wobei sich keine bestimmte Aufeinanderfolge feststellen läßt (Fig. 63). Man beobachtet nämlich die Teilung oft an jüngeren Stadien, während sie an bedeutend älteren nicht vorkommt.

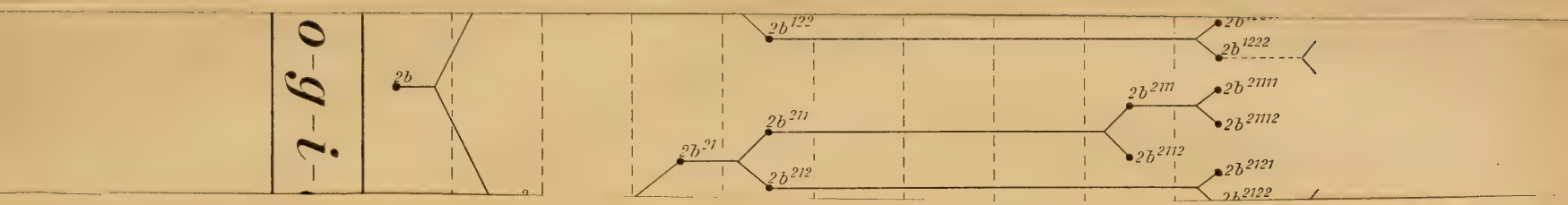
Die beigegebene Tabelle möge auch hier die genealogischen Beziehungen im dritten Quartett veranschaulichen. In derjenigen Entwicklungsphase, in der wir unsre Darstellung abschließen, etwa bei über 200 Zellen im ganzen Keime, steigt die Zellenzahl in diesem Quartette bis 58. Die Zahl 57 der Tabelle erklärt sich dadurch, daß die mutmaßlichen Descendenten der Zelle $3d^{1\cdot1\cdot1\cdot2}$, deren Teilung nicht direkt gesehen werden konnte, nicht mitgezählt worden sind.

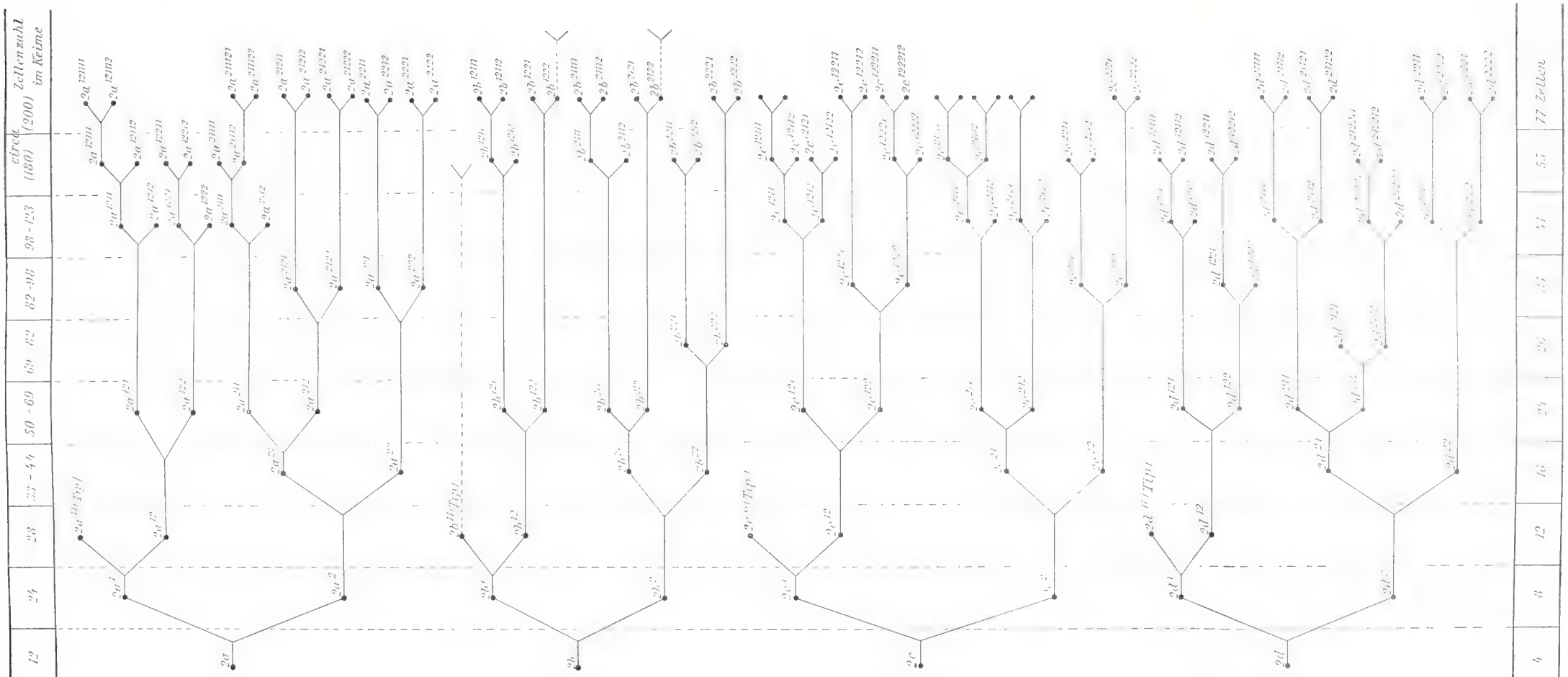
Vergleicht man die Tabelle mit den entsprechenden Figuren, so fällt der übereinstimmende Teilungsmodus in den vorderen und hinteren Quadranten sofort auf.

Auf die Abgabe der ersten kleinen Tochterzellen nach entgegengesetzter Richtung folgt nämlich fast synchron eine äquale, bilaterale Teilung aller vier Mutterzellen und auf diese eine stark inäquale, deren Resultat die Bildung von kleinen Zellen ist, welche bis zur Gastrulation ganz untätig verbleiben. Die nächste Teilung ist wieder in allen vier Mutterzellen inäqual, es werden aber diesmal größere Tochterzellen abgeschnürt und wie bei der ersten Teilung in entgegengesetzter Richtung. Auf diese zwei inäqualen folgt abermals eine äquale, ganz übereinstimmende Teilung in allen Mutterzellen.

Bei der weiteren Furchung treten schon Differenzen auf, entsprechend der verschiedenen Rolle, welche die Descendenten beider Quartettenpaare am Ausbau des Keimes zu spielen haben. Diejenigen


Genealogie des IIIten Quartettes.
24
41
(52)
69
(78)
82
(104)
123
(130)
150
170-220
Zellen im Keime
4
8
12
14
18
22
26
30
32
38
43
53
57
Zellen im Quartett


2b
2b^122
2b^1222
2b^211
2b^2111
2b^2112
2b^21
2b^212
2b^2121



G-e-n-e-a-l-o-g-i-e d-e-s II. Q-u-a-r-t-e-t-t-e-s.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

der vorderen bilden bekanntlich hauptsächlich das sekundäre Mesoderm, während diejenigen der beiden hinteren Quadranten nur das Ectoderm liefern.

Die Endschicksale der kleinen, an die vegetative Keimhälfte abgegebenen Descendenten werden an entsprechenden Stellen besprochen.

9. Zahl der Ectomerenquartette.

Bei *Physa* werden nur drei Ectomerenquartette gebildet. Nach den bisherigen Untersuchungen über den Furchungsprozeß der Anneliden und Mollusken kann man die Erzeugung von nur drei Generationen sogenannter Mikromeren oder Ectomeren als ein Furchungsgesetz ansehen. Demselben folgen in vollkommen gleicher Weise die holoblastischen Eier der Anneliden und Mollusken, gleichgültig ob die Furchung äqual oder inäqual, ob das Ei groß oder klein, ob es dotterreich oder dotterarm ist.

Die wenigen Ausnahmen von der allgemeinen Norm sind bereits von Conklin ('97) und neulich von Robert ('03) eingehend besprochen worden und es geht sowohl aus den theoretischen Ausführungen dieser Forscher, als insbesondere aus einigen Beobachtungen Conklins an nächst verwandten Formen unzweifelhaft hervor, daß die betreffenden Angaben sowohl älterer als auch neuerer Forscher entweder auf ungenaue Beobachtung oder unrichtige Deutung zurückzuführen sind. Solange also keine unerschütterlichen Tatsachen dagegen sprechen, dürfen wir die Erzeugung von drei Ectomerenquartetten, nicht mehr und nicht weniger, als eine in der Ontogenie der Anneliden und Mollusken allgemein verbreitete und mit hartnäckiger Konstanz wiederkehrende gesetzmäßige Erscheinung annehmen.

Conklin ('97) betrachtet dieselbe mit Recht als die merkwürdigste im ganzen Furchungsprozesse der genannten Tiergruppen und glaubt sie wäre darin begründet, daß jedes der drei Ectomerenquartette »ein Protoblast für bestimmte Körperregionen und Organe der Larve sei«. Nach dieser Auffassung würde auch die relative Größe einzelner Ectomerenquartette bei bestimmten Formen in einer engen Beziehung zur relativen Größe der aus denselben hervorgehenden Körperteile und Organe sowie zur relativen Zeit ihrer Ausbildung stehen.

Dieser Forscher nimmt ferner an, daß mit der Abgabe der dritten Generation von Ectomeren bereits eine definitive Sonderung des Eimaterials in distinkte Keimblätter durchgeführt ist (»but at

this early stage we have two layers, ectoblast and mesentoblast perfectly differentiated« p. 61).

Mit der Auffassung der Ectodermquartette als Organanlagen sind wir vollkommen einverstanden, können aber die definitive Sonderung der Keimblätter auf diesem frühen Entwicklungsstadium aus dem Grunde nicht zugeben, weil bekanntlich die sog. Ectodermgeneration noch an bedeutend späteren, ja sogar sehr späten Stadien mesodermale Elemente, d. i. das sekundäre Mesoderm (Ectomesoblast) liefert, aus welchem nicht ausschließlich larvale sondern auch definitive Organe hervorgehen können und welches z. B. bei *Physa* die Hauptmasse des ganzen Mesenchyms liefert.

Es existiert also auf diesem frühen Stadium von 24 Blastomeren durchaus nicht eine ganz reine Ectomerengeneration im Sinne Conklins und andrer Forscher, sondern eine Generation von noch gemischten Elementen, welche erst später abgesondert werden. Wie im Abschnitte über das sekundäre Mesoderm näher erörtert wird, kann sogar die erste Ectomerengeneration nicht als rein ectodermal angesehen werden, da auch aus ihr mesenchymatische Elemente hervorgehen können (*Thalassema*).

Was die Makromeren betrifft hat Conklin vollkommen recht, wenn er dieselben nach Abgabe von drei Generationen als reine Entomesoblasten betrachtet, denn sie liefern von nun an keine ectodermalen Elemente mehr, sie sind in der Tat »perfectly differentiated«, wie dies bereits beim 24-zelligen Furchungsstadium näher erörtert wurde.

Wir glauben somit nicht irre zu gehen, wenn wir annehmen, daß die dreimalige Teilung der vier ursprünglichen Makromeren nicht so sehr die Erzeugung des äußeren Keimblattes, als vielmehr die eigne Differenzierung derselben zum Zwecke hat, die wesentlich in der Sonderung des deutoplasmatischen Materials und Konzentrierung desselben in den vier Makromeren besteht. Nach dieser Differenzierung und nach Abgabe des Urmesoderms von *D*, übernehmen die Entodermzellen *A*, *B*, *C* während der ganzen weiteren Furchung die Rolle von Nährzellen, welche sie auch fernerhin während der Konstituierung der Organe beibehalten. Wir fassen somit die typische dreimalige Teilung der vier ursprünglichen Makromeren als eine Differenzierungsteilung auf. Zur Stütze dieser Ansicht möchten wir auf ganz analoge Teilungen der primären und sekundären Mesoblasten hinweisen, bei welchen zunächst ganz kleine, dann etwas größere Descendenten abgeschnürt werden, worauf sich die

Mutterzellen äqual oder subäqual teilen. Die Makromeren *A*, *B*, *C*, *D* erzeugen ebenfalls zunächst das ganz kleine erste Quartett, dann das etwas größere zweite und schließlich teilen sie sich subäqual, wobei das dritte Quartett gebildet wird. Derselbe Teilungsmodus läßt sich außer bei *Physa* noch bei vielen andern Formen feststellen.

Wir hätten somit in der gesetzmäßigen Erzeugung von nur drei Ectomerenquartetten eher eine allgemeine Differenzierungserscheinung zu erblicken, als eine definitive Sonderung der Keimblätter. Der neutrale Charakter der Ectodermgeneration äußert sich nicht nur in der Tatsache, daß aus ihr das sekundäre Mesoderm entspringt, sondern auch darin, daß aus dem Ectoderm bei einigen Formen solche Organanlagen hervorgehen, die sonst vom Meso- oder Entoderm ihren Ursprung nehmen. Wir brauchen nur diesbezüglich auf die Verhältnisse bei *Limax* und *Dreissensia* hinzuweisen, wo der ganze Darm, das Herz, Perikard und die Geschlechtsdrüsen aus dem Ectoderm abgeleitet werden.

10. Geschichte des Entoderms.

Die Entwicklung des Entoderms beginnt erst mit dem Stadium von 28—29 Zellen, auf welchem die definitive Sonderung des mesoblastischen Materials vom entoblastischen stattfindet. Es teilt sich nämlich die hintere Makromere $3D$ auffallend inäqual, wobei in die verhältnismäßig sehr große Tochterzelle $4d$ das mesodermale, wogegen in die verhältnismäßig sehr kleine Mutterzelle $4D$ das entodermale Material übergeführt wird.

Nach dieser Differenzierungsteilung besteht die Entodermanlage aus vier Makromeren von ungleicher Größe und ungleichem Alter, nämlich aus $4D$ und $3A$—$3C$, aus denen sich das ganze Entoderm entwickelt. An seiner Erzeugung nimmt die kleinste von den Makromeren $4D$ den geringsten Anteil, da sie sich während der regsten Teilung der drei übrigen ganz passiv verhält und erst nach vollkommener Ausbildung der Entodermplatte, oft erst beim Beginn ihrer Einstülpung sich zum ersten Male teilt. Es beschränkt sich somit die Geschichte des Entoderms auf die Darstellung der Furchungsvorgänge in den drei Quadranten *A*, *B*, *C*, in welchen sie vollkommen harmonisch verlaufen, weswegen wir in der genealogischen Tafel (S. 582) bloß einen von ihnen (*A*) berücksichtigt haben, nebstdem noch die zwei Teilungen von $4D$.

Der nächste Schritt in der Entwicklung der genannten drei Makromeren wird erst auf dem Stadium von 41—44 Zellen gemacht.

Ihre Teilung wird durch kolossale Vergrößerung ihrer Kerne und ein starkes Hervorquellen der Zellen selbst eingeleitet und erfolgt ganz nach dem Vorbilde der Teilung von $3D$, d. i. es werden in läotroper Richtung drei kleine Makromeren $4A-4C$ nach dem vegetativen Pole abgegeben, während die großen sogenannten Mikromeren $4a-4c$ hinter die entsprechenden Makromeren gegen die Peripherie zu liegen kommen. Aus den drei neuen Makromeren und der zuvor gebildeten $4D$ entsteht die Polrosette, in welcher $4B$ und $4D$ unter Bildung einer Polarfurche im Centrum zusammenstoßen. Die Polrosette besteht nun aus kleineren und verhältnismäßig wenig Dotter enthaltenden Zellen, deren Konturen oft sehr schwer zu sehen sind, da sie an der Oberfläche abgeplattet sind und mit der Hauptmasse ihres Körpers in der Furchungshöhle stecken.

Während die letzte Teilung noch vollkommen nach dem spiralen Typus abläuft, kommt bei allen nachfolgenden der radiale immer deutlicher zum Ausdruck, namentlich sind es die median gelegenen Zellen, deren Teilung vollkommen bilateral ist. In den drei Zellen des vierten Quartetts folgen vor der Einstülpung der Entodermplatte drei Teilungen aufeinander, durch welche diese Zellen in 6, 12, 24 Descendenten zerlegt werden und um die Polrosette schließlich zwei Zellenkränze bilden. Das Charakteristische dieser Teilungen besteht darin, daß ihre Richtungen alternieren und daß sie ganz oder beinahe ganz äqual sind. Während der Ausbildung der Furchungsbilder bemerkt man zwar in den schief gegen die Medianebene und nach oben gerichteten Achsen der Spindeln eine Tendenz zur spiralen Teilung, namentlich in den seitlich liegenden Zellen, jedoch stellen sich die Schwesterzellen nach vollzogener Durchschnürung stets in dieselbe Ebene, bald hinter- bald nebeneinander. Nach jeder Teilung schicken die neu entstandenen Zellen lange Fortsätze in die Furchungshöhle aus, welche vor der Ausbildung der Spindeln für die nächstfolgende Teilung wieder eingezogen werden, worauf die betreffenden Zellen sich abrunden und über das Niveau der übrigen hervorquellen. Diese Erscheinung beruht auf einer aktiven Bewegung des Cytoplasmas und nicht etwa auf dem Turgor der Zellen, wie es manche Forscher haben wollen[1].

Was die Teilungsperioden selbst betrifft, so findet die Zerlegung der ersten drei Zellen des vierten Quartetts in sechs auf dem Stadium

[1] Conklin beschreibt bei *Crepidula* die oberflächliche Lage der Nuclei der vier Makromeren gerade vor den Ectoblastzellen und ihre Bewegung um den animalen Pol. S. 153.

von etwa 59 Zellen, die zweite in 12 Zellen auf dem Stadium von 81—92, die dritte in 24 auf dem Stadium von etwa 135—150 Zellen statt. Bereits nach der zweiten Teilung hat sich der krasse Gegensatz zwischen den Mikromeren und Makromeren ausgeglichen, die Entodermscheibe besteht jetzt aus kleinen Zellen und hat die Gestalt einer flachen, muschelförmigen Platte mit sechs hinten konvergierenden Zellstrahlen angenommen (Fig. 46, 48, 50).

Auf dem Stadium von 105 Zellen wird das fünfte Quartett bloß aus drei Zellen $5a$—$5c$ erzeugt, da $4D$ noch immer in Ruhe verharrt. Auf die Bildung von $5a$—$5c$ folgt erst die Zerlegung der bisher gebildeten 12 Zellen des vierten Quartetts in 24 und zwar erst am Stadium von 135 Zellen, wobei weder eine bestimmte Ordnung noch eine bestimmte Zeitfolge festzustellen ist. Deshalb ist die richtige Bestimmung der 24 Descendenten mitunter mit Schwierigkeiten verbunden.

Betrachtet man ein Stadium, in welchem die Entodermplatte bereits aus 31 Zellen besteht, d. i. aus 24 des vierten Quartetts, drei des fünften und vier Makromeren, zumal ein solches, wo alle diese Zellen in Ruhe sind (Fig. 60), so fällt ihre Gruppierung nach Art von Zuwachsstreifen einer Muschelschale sofort auf. Die 24 Zellen des vierten Quartetts bilden die zwei äußeren Kränze von je sechs Zellpaaren, der innerste Kranz besteht aus den Makromeren A und C und den drei Zellen des fünften Quartetts, das Centrum nehmen $5B$ und $4D$ ein.

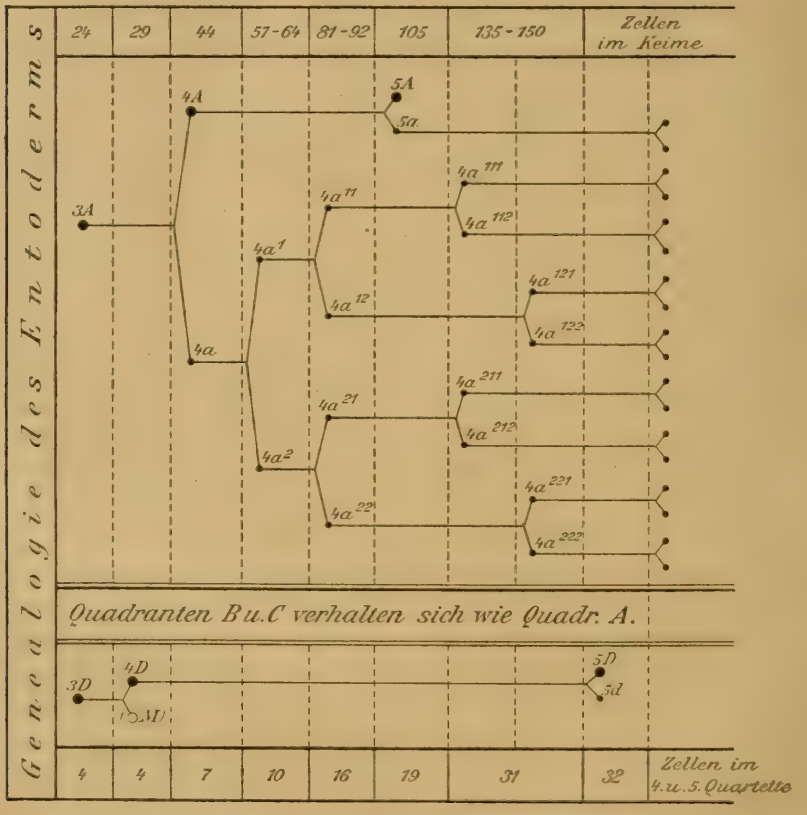
Die weiteren Teilungen, welche über 31 Zellen ausgehen, sind in ihrer Aufeinanderfolge und Descendenz schwer zu verfolgen, da öfters schon bei der genannten Zellenzahl die Entodermplatte sich einzustülpen beginnt. Es konnte aber an genau orientierten Präparaten mit Sicherheit festgestellt werden, daß in vielen Zellen des vierten Quartetts bei Beginn der Einstülpung noch eine vierte Teilung stattfindet, desgleichen, daß auch noch ein sechstes Quartett gebildet wird. Die Teilung der Makromere $4D$, welche sich bis in die spätesten Stadien passiv verhalten hat, erfolgt bald vor Beginn der Einstülpung, bald erst während derselben.

Über diejenigen Zellen des zweiten und dritten Quartetts, welche die Entodermplatte umgrenzen, ist bereits das Wesentlichste in der Geschichte dieser Quartette erörtert worden.

Die Genealogie des Entoderms wird in der umstehenden Tabelle vorgeführt.

Ein Vergleich der Entwicklung des Entoderms bei *Physa* mit demjenigen bei *Planorbis* ergibt eine wahrhaft überraschende Über-

einstimmung, wenn nicht volle Identität des morphogenetischen Prozesses. Nicht nur die Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungen in den betreffenden Quartetten, selbst der Zeitpunkt in der allgemeinen Entwicklung des Keimes, bis zu welchem die einzelnen Teilungen vor sich gehen, stimmt wunderbar bei beiden Formen überein. Nicht minder ließen sich in der weiteren histologischen Differenzierung der Entomeren viele identische Züge aufweisen. Was aber besondere



Erwähnung verdient, wäre, daß der Vorgang der Einstülpung bei beiden Gattungen vollkommen derselbe ist, worauf wir noch an entsprechender Stelle zurückkommen wollen. Anders scheint sich die Sache bei *Crepidula* zu verhalten, deren Eier mit einem sehr reichlichen Dotter ausgestattet sind. Während nämlich bei *Physa* und *Planorbis* bei Bildung des vierten Quartetts fast der ganze Dottervorrat aus den Makromeren in die Zellen dieses Quartetts übertragen wird und die kleinen, am Pole verbleibenden Mutterzellen, fast dotterfrei

sind, findet bei *Crepidula* gerade das Gegenteil statt, da bei ihr die Zellen des vierten Quartetts nach der Peripherie abgeschnürt werden und dabei klein und dotterarm sind, während die Makromeren am Pole verbleiben und den ganzen Dotter in sich aufspeichern. Wenn man also ausschließlich die Größe und den Dottergehalt der entsprechenden Quartette in Betracht nehmen wollte, so würde man die Makromeren bei *Physa* und *Planorbis* anstatt den Makromeren den dotterarmen Zellen des vierten Quartetts bei *Crepidula* gleichstellen. Erstere gleichen den letzteren auch in bezug auf den weiteren Furchungsgang, weil sie ebenso wie jene nur wenige Teilungen durchmachen. Dagegen müßte man die dotterreichen Zellen des vierten Quartetts bei *Physa* und *Planorbis* den Makromeren bei *Crepidula* gleichstellen, da sie ebenso wie diese die Hauptmasse des entodermalen Zellmaterials liefern. Vergleicht man aber das Endschicksal der Makromeren bei *Physa* und *Planorbis* mit dem Endschicksal des vierten Quartetts bei *Crepidula*, so stellt sich ein prinzipieller Gegensatz heraus. Aus den ersteren wird ein Teil des Urdarmes, aus den letzteren das innere Ende des Stomodäums. Die Homologie dieser Zellen bleibt somit sehr fraglich.

Die Makromeren spielen bei *Crepidula* eine sehr wichtige Rolle in der Entwicklung des Keimes, indem nach Conklin die erste erkennbare Ursache der Torsion in der Asymmetrie der Zellen $5C$ und $5D$ liegt; es teilt sich nämlich die rechtsliegende Zelle $5C$ früher und liegt der Dorsalseite näher als $5D$, wodurch eine leichte Drehung des hinteren Teils des Embryo verursacht wird, die linke Seite bleibt permanent kürzer als die rechte, was den ersten Anstoß zur Asymmetrie des fertigen Tieres gibt. Bei *Physa* ist die identisch significierte Zelle infolge ihrer Lage und unbedeutenden Größe nicht geeignet eine nachhaltige Wirkung auf die Gestaltung des Keimes auszuüben.

Bei weitem größer ist die Übereinstimmung mit *Umbrella*, bei welcher einerseits $4D$ kleiner ist als die übrigen Makromeren und diese kleiner als die Zellen des vierten Quartetts, ebenso wie bei *Physa*. In der Erzeugung des fünften Quartetts treten allerdings bedeutende Unterschiede auf, indem bei *Umbrella* sich zuerst $4D$ teilt, was bei *Physa* erst beim Beginn der Gastrulation geschieht, ferner indem die Abschnürung aller Zellen des fünften Quartetts nach vorn und hinten erfolgt, welche Teilung Heymons als eine bilateral-symmetrische auffaßt, während bei *Physa* diese Teilung in einer zur Medianebene schiefen Richtung erfolgt. Abgesehen von

diesem Unterschiede ist die Entwicklung der Entomeren bei *Physa* und *Umbrella* ganz übereinstimmend. Auch die Schicksale des fünften Quartetts und der Makromeren sind bei beiden Formen ziemlich dieselben.

11. Primäres Mesoderm (Urmesoderm).

Wir haben bereits bei der Darstellung des Furchungsprozesses auf den doppelten Ursprung des Mesoderms bei *Physa* aufmerksam gemacht und die beiden Stammbäume desselben gesondert zu konstruieren getrachtet. Für den einen bildet den Ausgangspunkt die hintere rechte Makromere des 24zelligen Stadiums $3D$, für den andern fanden wir zwei Ausgangspunkte in den beiden vorderen Quadranten des dritten Quartetts, nämlich $3a^2$, $3b^2$. Das dem Makromerenquartett entstammende Mesoderm (Mesentoblast Wilsons, Conklins u. a., Cölomesoblast Eisigs) bezeichneten wir als »primäres«, dasjenige aus dem dritten Ectomerenquartett als »sekundäres« Mesoderm. Da das letztere bei der Geschichte des dritten Quartetts behandelt wird, so ziehen wir an dieser Stelle nur das erstere in Betracht.

Die Urzelle $4d\,(M)$ entwickelt bei *Physa* während der Periode vom 28zelligen Stadium an bis zur Gastrulation einen ziemlich stattlichen Stammbaum, dessen Hauptzweige zwar bloß sechs Makromeren, dessen Nebenzweige aber etwa 20 Mikromeren[1] bilden.

Der ganze Entwicklungsmodus ist aus der S. 585 beigegebenen Tabelle ersichtlich.

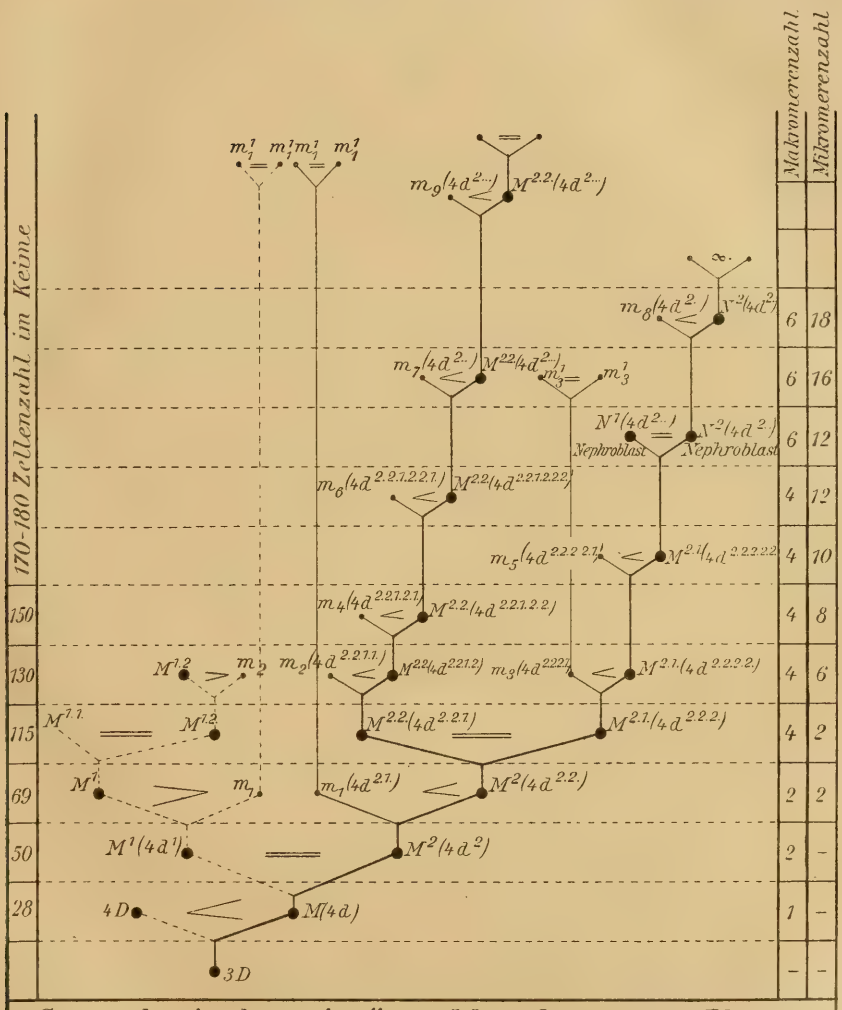
Die erste Teilung von $4d\,(M)$ findet bei 44—50 Zellen statt, ist bilateral und beinahe vollkommen äqual. Die beiden Schwesterzellen M_1 und M_2 ($4d^1$ und $4d^2$) beginnen kurz darauf ziemlich tief in die Furchungshöhle einzusinken, tauchen aber bei 69 Zellen aus derselben wieder empor, um eine weitere Teilung durchzumachen, welche zur Abschnürung des ersten Mikromerenpaares m_1 ($4d^{1.1}$ und $4d^{2.1}$) führt.

Letzteres wird nach vorn und unten abgegeben, kommt zwischen die Mutterzellen und die Makromere $4D$ zu liegen, verbleibt in dieser Lage während der ganzen Furchungsperiode bis zum Beginn der

[1] Mit diesem Ausdruck bezeichnen wir die aus der auffallend inäqualen Teilung hervorgehenden kleinen Zellen, welche bereits in der embryologischen Literatur mehrere Namen tragen: »Zwergzellen«, »rudimentäre Zellen«, »vestigial cells« usw.

Einstülpung der Entodermplatte, wobei es gegen den animalen Pol verschoben wird.

Die dritte Teilung findet an Keimen mit 91—116 Zellen statt



Genealogie des primären Mesoderms von Physa.

und ist wieder fast äqual (Fig. 48*b*). Die vier Makromeren $M^{1.1}$, $M^{1.2}$, $M^{2.1}$, $M^{2.2}$ ($4d^{1.2.1}$, $4d^{1.2.2}$ und $4d^{2.2.1}$, $4d^{2.2.2}$) liegen unmittelbar nach ihrer Abtrennung übereinander; die unteren sind anfangs etwas kleiner als die oberen, der Unterschied wird aber bald ausgeglichen; die letzteren werden später seitwärts nach außen verschoben, während

die unteren die mediane Lage behaupten. Während ihrer Teilung zeigen alle vier Descendenten denselben goldgelben Farbenton wie die Entomeren.

Am Stadium von etwa 124 Zellen teilen sich alle vier Makromeren gleichzeitig inäqual und im entgegengesetzten Sinne (Fig. 51 und 54); die medianen schnüren nämlich ihre winzigen, chromatinreichen Tochterzellen (m_2) nach vorn, die seitlichen ihre mehr als doppelt größeren chromatinärmeren (m_3) nach hinten ab. Letztere kommen zwischen und über die anstoßenden Makromeren zu liegen und verbleiben an dieser Stelle bis in die spätesten Stadien.

Nach der letzteren Teilung ist das ganze Urmesoderm aus vier Makromeren und sechs Mikromeren zusammengesetzt, von denen das Paar m_2 das kleinste ist. Die weitere Teilung beginnt an einem bereits sehr vorgerückten Stadium von etwa 150 Zellen und betrifft die beiden mittleren Makromeren, welche wieder ein recht kleines Mikromerenpaar in schiefer Richtung nach vorn und außen abschnüren (Fig. 54 m_4). Kurz darauf, etwa bei 160 Zellen, teilen sich auch die beiden äußeren Makromeren, sie erzeugen aber diesmal ein winziges Mikromerenpaar m_5 in derselben Richtung, wie ihr erstes Paar m_3, d. i. nach hinten (Fig. 66). Dieses neue Mikromerenpaar kommt unter das erste Paar zu liegen und erscheint an späteren Stadien zwischen die anliegenden Makromeren förmlich eingeklemmt.

Es alterniert somit nicht nur das Mutterzellenpaar, sondern auch die Richtung, und das gilt auch für die nächste Teilung, denn es kommt jetzt wieder das mediane Paar an die Reihe, welches an einem Stadium von 170—180 Zellen ein neues, ganz kleines Mikromerenpaar m_6 nach vorn und außen abschnürt, dessen Glieder sich an das Paar m_4 anlehnen (Fig. 82).

Bis zu dieser Phase hat die Urmesodermzelle im ganzen nur vier Makromeren, dafür aber zwölf Mikromeren geliefert, welche teils vor den medianen, teils in den Winkeln zwischen diesen und den äußeren angeordnet sind. Die Feststellung der Aufeinanderfolge bei den weiteren Teilungen bietet bedeutende Schwierigkeiten, da der Keim sich bereits dem Gastrulastadium nähert.

Die nächste Teilung betrifft das äußere Makromerenpaar, welches schon während der Abschnürung des sechsten Mikromerenpaares auffallend an Größe zugenommen hat, wobei die Kerne sehr stark aufquellen und ein grobmaschiges Chromatinnetz ausbilden, in welchem ein großer Nucleolus aufgehängt ist. Es hat sich zugleich um die beiden Zellen ein weiter Flüssigkeitsraum gebildet, infolgedessen man

sie bequem beobachten kann. Alsdann bemerkt man in denselben die Teilspindeln, welche eine horizontale Lage haben. Die Teilung erfolgt ganz äqual, die Schwesterzellen $4d^{1.2.2.2.2.1}$, $4d^{1.2.2.2.2.2}$ und $4d^{2.2.2.2.2.1}$, $4d^{2.2.2.2.2.2}$ bleiben längere Zeit durch den Zwischenkörper miteinander verbunden und liegen bis zu ihrer völligen Abtrennung in derselben Ebene. In der Beschaffenheit ihres feinkörnigen, gelblichen Plasmas, sowie ihrer Kerne, gleichen sie vollkommen den medianen Makromeren und stechen von den vorn und seitwärts anstoßenden Elementen des sekundären Mesoderms, denen der gelbliche Farbenton ganz abgeht, deutlich ab. Da diese vier Zellen die Hauptanlagen der paarigen Urnieren bilden, so wollen wir sie von nun an als »Nephroblasten« bezeichnen und zwar die beiden hinteren mit N_1 und die beiden vorderen mit N_2. Ihre weiteren Teilungen werden somit an dieser Stelle nur insofern berücksichtigt, als es die zusammenhängende Darstellung der Entwicklung des ganzen Mesoderms erheischt.

Kaum ist die Trennung der beiderseitigen Nephroblasten erfolgt, als sich die beiden medianen Makromeren dem Gesetz der Alternierung folgend, zur Abschnürung eines neuen Mikromerenpaares m_7 vorbereiten. Dieselbe erfolgt, wie aus der Lage der Teilspindeln (Fig. 82) zu ersehen ist, in der Richtung gegen die inneren Winkel zwischen die medianen Makromeren und die Nephroblasten. Zu gleicher Zeit bemerkt man an einigen Keimen die Teilung des dritten Mikromerenpaares m_3, welches von den Mutterzellen der Nephroblasten erzeugt wurde und, wie erinnerlich, die übrigen Mikromeren an Größe übertrifft (Fig. 82). Die Descendenten, welche wir mit $m_3{}^1$ bezeichnen wollen, sind einander gleich und liegen hintereinander zwischen den Makromeren $M^{12+\cdots}$, $M^{22+\cdots}$ und N^1, N^1. Ihre Teilung scheint indessen an diesem Stadium nur ausnahmsweise zu erfolgen, da sie nur selten zur Beobachtung gelangte.

Nach der Erzeugung des siebenten Mikromerenpaares folgen abermals zwei alternierende Teilungen. Namentlich schnüren zunächst die vorderen Nephroblasten N_2 ganz kleine Tochterzellen (m_8, Fig. 85a) nach hinten und kurz darauf die medianen Makromeren ein neues Mikromerenpaar nach vorn ab. Es ist bereits ihr sechstes Mikromerenpaar und das neunte Paar in der Mikromerengeneration, weshalb wir es mit m_9 bezeichnen. Während der Abgabe der letzteren zwei Mikromerenpaare befindet sich der Keim bereits im Gastrulastadium. Der Stammbaum des Urmesoderms ist jetzt aus 6 Makromeren und 18 Mikromeren zusammengesetzt, von den letzteren gehören 12 den medianen und 6 den äußeren Makromeren.

Es wurde versucht, die Erzeugung von Mikromeren seitens der medianen Makromeren noch weiter zu verfolgen und es hat sich herausgestellt, daß noch ein siebentes, ja vielleicht noch ein achtes Paar erzeugt wird, weil eine genaue Zählung der Mikromeren an sehr vorgerückten Stadien eine höhere Ziffer als 18 ergibt. Da wir aber die weitere Descendenz nicht mehr mit gewünschter Genauigkeit zu verfolgen imstande waren, so haben wir es unterlassen, die vermuteten Teilungen in unsrer Tabelle ersichtlich zu machen.

Nach einer sehr großen Zahl von Beobachtungen und Zeichnungen zu urteilen, dürften in der Regel die medianen Makromeren bis zum Gastrulastadium höchstens sechs bis sieben und die beiden äußeren drei Mikromerenpaare erzeugen[1]. Es muß aber bemerkt werden, daß sich diese Maximalzahl an Stadien gleichen Alters nicht immer nachweisen läßt, woraus geschlossen werden darf, daß auch in der Sonderung des Mesoderms individuelle Schwankungen in der Zeitfolge und Zahl der Teilprodukte vorkommen können.

Außer den besprochenen Mikromeren, deren Descendenz direkt beobachtet worden ist, kommen an Gastrulastadien noch andre ganz kleine chromatinreiche Zellen zur Beobachtung, welche neben oder unmittelbar vor den vorderen Nephroblasten liegen und auch an andern Stellen unter den Mesodermzellen angetroffen werden. Ein Teil derselben gehört aber ganz bestimmt nicht dem Urmesoderm und auch nicht den hinteren Nephroblasten, sondern dem sekundären Mesoderm, dessen Komponenten um diese Zeit in einer sehr regen Teilung begriffen sind, die bald äqual, bald in hohem Grade inäqual ist und zur Bildung von Mikromeren führt, welche ihrer Beschaffenheit nach denjenigen des primären Mesoderms sehr ähnlich sind.

Indem wir nun unsre Darstellung der Entwicklung des primären Mesoderms abschließen, wollen wir bemerken, daß wir dieselbe in einer Phase unterbrechen, wo es geradezu unmöglich wird, die weitere Descendenz genau zu verfolgen.

Überblickt man nun die ganze Entwicklung des Urmesoderms, so fällt in derselben die Symmetrie auf, welche in dem konformen Fortgang der Teilung beider Teloblasten M_1 und M_2 bis in die spätesten Furchungsstadien, zu welchen unsre Tabelle führt, zum Ausdruck kommt. Wir haben es deshalb für überflüssig erachtet, in derselben den symmetrischen zweiten Hauptzweig des Stammbaumes zur Anschauung zu bringen.

[1] Die Erzeugung von Mikromeren findet noch während der Gastrulation statt.

Es erübrigt uns noch, unsre Beobachtungen über das weitere Verhalten des Mesoderms kurz anzuführen.

Von den sechs Makromeren werden die vier als Nephroblasten bezeichneten zum Aufbau der Urnieren verwendet, aus ihren drei hinteren Mikromerenpaaren entsteht eine ziemlich lange Kette von Zellen, die sich zwischen den medianen Makromeren und den hinteren Nephroblasten ausspannt. Die medianen Makromeren teilen sich erst an einem Stadium, wo bereits die Ausbildung der Kopfblase ziemlich weit vorgeschritten ist, zunächst äqual, dann mehrmals inäqual, und liefern die hinteren Mesodermstreifen (Fig. 93, 94b, c, 97).

Aus ihren Teilprodukten entstehen schließlich zwei symmetrisch an der Bauchseite der Larve liegende Mesodermplatten, in deren Zusammensetzung auch einzelne Mikromeren eingehen (Fig. 101). Die ersteren geben der bleibenden Niere den Ursprung.

Was die Mikromeren betrifft, so wurde vor allem dem ersten Paare besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und es konnte festgestellt werden, daß es sich nach der Einstülpung des Entoderms in der Richtung der Medianebene äqual teilt. Die vier Derivate liegen zwischen der hinteren Archenteronwand und dem Ectoderm (Fig. 84, 86).

Über ihre Beziehung zum Enddarm wird bei Darstellung der Ausbildung des letzteren berichtet. Von den übrigen, dem medianen Makromerenpaare entstammenden Mikromeren wird ein Teil ebenfalls zum Aufbau des Enddarmes verwendet, während ein andrer sich in der Furchungshöhle zerstreut; einige sieht man der Archenteronwand angepreßt, andre längs der Nephroblasten und mit denselben durch feine Fortsätze verbunden.

12. Die Furchungshöhle.

Im beschreibenden Teile wurde zwar die Furchungshöhle gelegentlich berücksichtigt, da es sich aber in diesem Abschnitt um die Beurteilung ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung handelt, so wollen wir die Hauptpunkte noch einmal überschauen.

Wie bei andern daraufhin näher untersuchten Mollusken: *Limax* (Kofoid, Meisenheimer), *Planorbis* (Holmes), *Dreissensia* (Meisenheimer), *Cyclas* (Stauffacher) usw. erscheint die Furchungshöhle auch bei *Physa* zum erstenmal schon auf dem Stadium von zwei Blastomeren. Ihre Ausbildung beginnt unmittelbar nach der Zweiteilung während der Rekonstruktion der Kerne. Zunächst ist es ein enger, linsenförmiger Spaltraum, welcher schnell an Ausdehnung gewinnt und zu

einem enormen Flüssigkeitsraume anschwillt, wobei die beiden Blastomeren sich zu flachen Kugelscheiben umbilden, welche sich nur mit ihren äußerst feinen Rändern zusammenschließen.

Vor der nächsten Teilung verschwindet dieser Flüssigkeitsraum gänzlich, so daß die in Teilung begriffenen Zellen flächenhaft einander anliegen. Ist dieselbe vollzogen, alsdann beginnt abermals die Ausbildung des Hohlraumes, der während des vierzelligen Ruhestadiums die stärkste Ausdehnung gewinnt.

Von nun an wiederholt sich dasselbe Spiel vom Auftauchen und Verschwinden eines mit Flüssigkeit erfüllten Innenraumes auch während der Übergangs- und Ruhestadien vom 8—12zelligen, vom 12—16 und 16—24zelligen Furchungsstadium, mit dem einzigen Unterschiede, daß der Hohlraum in allen späteren Stadien, vom achtzelligen angefangen, auch während des Teilungsaktes selbst nicht mehr verschwindet, ferner, daß er sich an späteren Stadien immer mehr an der animalen Keimhälfte lokalisiert, deren einzelne Zellen, wofern sie sich in Ruhe befinden, flacher und durchscheinend werden, während die vier Makromeren mit breiten Wandflächen verbunden bleiben.

Bei *Physa* ist die Furchungshöhle am schönsten ausgebildet am 16zelligen Ruhestadium (Fig. 9 und 10) und unmittelbar nach der Konstituierung des 24zelligen Stadiums, welches zeitweise eine ganz regelmäßige Blastula vortäuscht (Fig. 13). Indessen ist die enorme Furchungshöhle desselben nur von kurzer Dauer, denn beim Übergang in das Ruhestadium wird sie bis auf unbedeutende radiär gestellte Spalträume an der animalen Hälfte reduziert, indem sämtliche Blastomeren mehr oder minder starke Fortsätze gegen die Mitte des Keimes ausschicken. Die vier Makromeren schließen wieder wie auf vorhergehenden Ruhestadien mit breiten Flächen zusammen. Es gibt auch am 24zelligen Stadium eine Phase, in welcher die Furchungshöhle bis auf polständige Vacuolen reduziert wird.

An späteren Stadien vom 28zelligen an ist zwar das Alternieren des Wachsens und Schwindens des Flüssigkeitsraumes eine regelmäßig wiederkehrende Erscheinung, doch vermißt man dabei die konstante Regelmäßigkeit der Anfangsstadien. Vergleicht man nämlich die lange Reihe von Furchungsstadien bis zum Beginn der Einsenkung der Entodermplatte, so stellt sich heraus, daß die Hohlräume bald während der Teilung einzelner Blastomeren, bald während der Ruhepause entstehen, ohne daß für ihr Auftreten und Verschwinden eine bestimmte Norm festgesetzt werden kann. Das Verhalten der

Flüssigkeitsräume ist sogar an Stadien mit gleicher Zellenzahl öfters ganz verschieden, da solche auf verschiedene Weise zustande kommen können, wie dies an entsprechender Stelle hervorgehoben wurde.

An sehr weit vorgerückten Stadien über 150 Blastomeren treten weite, centrale Räume sehr selten auf, dafür erscheinen an verschiedenen Stellen des Keimes bald periodisch, bald konstant intercellulare Spalträume, die letzteren namentlich unter den acht Trochoblasten und zwischen den vorderen Zellen des zweiten und dritten Quartetts ($2b^{121}$ und $2b^{122}$, $2b^{211}$ und $2b^{212}$, zwischen $3a^{11}$ und $3a^{12}$, $3b^{11}$ und $3b^{12}$), also zwischen und unter solchen Zellen, die entweder ganz ungeteilt bleiben, wie die Trochoblasten, oder sich erst an sehr späten Stadien teilen, wie die übrigen der obengenannten Zellen.

Im allgemeinen verhält sich die Furchungshöhle bei *Physa* in ihrer wechselnden Form und Ausdehnung, in ihrem periodischen Auftauchen und Verschwinden genau so wie diejenige von *Limax* (KOFOID, MEISENHEIMER), von *Planorbis* (HOLMES), *Dreissensia* (MEISENHEIMER) und *Cyclas* (STAUFFACHER), so daß wir dieselbe mit KOFOID am besten als eine »ephemeral and recurrent cleavage cavity« kennzeichnen können. Die Übereinstimmung ist besonders in den Anfangsstadien sehr auffallend, an späteren Stadien treten entsprechend dem verschiedenen Furchungsmodus einige Unterschiede auf, die jedoch den allgemeinen Charakter der Furchungshöhle nicht wesentlich beeinträchtigen. Die Furchungshöhle von *Physa* und *Planorbis* erreicht nie eine so bedeutende Ausdehnung wie diejenige von *Limax*, sie ist überhaupt bei den Landpulmonaten größer als bei den Wasserpulmonaten, worauf wir noch weiter unten zurückkommen.

Als ein gemeinschaftliches Kennzeichen für die Furchungshöhle aller obengenannter Formen kann wohl die Lokalisation derselben in der animalen Keimhälfte, ihr Fortbestand bis zum Gastrulastadium und direkter Übergang in die Leibeshöhle, desgleichen die unmittelbare Kommunikation des centralen Flüssigkeitsraumes mit peripheren intercellularen Spalträumen angesehen werden, welche nach übereinstimmender Auffassung der Autoren mit jenen in enger morphologischer Beziehung stehen.

Mit Rücksicht auf das vollkommen übereinstimmende Verhalten der Furchungshöhle bei *Physa*, *Limax* und *Dreissensia* während der ganzen Furchungsperiode halten wir für ganz überflüssig unsre Erörterung bis ins einzelne zu führen, da wir zur erschöpfenden Darstellung KOFOIDS, in welcher auch die betreffende Literatur berücksichtigt wird, sowie zu derjenigen MEISENHEIMERS kaum etwas

Wesentliches hinzufügen könnten, desgleichen wäre es überflüssig dieselbe durch Figuren zu erläutern, da wir fast genaue Kopien derjenigen geben würden, welche den betreffenden Arbeiten dieser beiden Autoren zugrunde liegen. Wir gehen somit zur Frage nach der Rolle der Kerne bei der Bildung von Flüssigkeitsräumen, sowie nach der physiologischen Bedeutung der Furchungshöhle über.

Betreffend die erstere hat bereits Meisenheimer in seiner *Limax*-Arbeit ('96) die enge Beziehung der Kerne zu den Excreträumen in einem besonderen Abschnitt eingehend besprochen und für ihre direkte Beteiligung am Excretionsprozesse mehrere Anhaltspunkte gewonnen. Unter andern ist es die jedesmalige Annäherung derselben fast bis zur Berührung, die Ausbildung der ersten linsenförmigen Spalträume in ihrer unmittelbaren Nähe und gewisse Strukturveränderungen in den Nucleolen. Bei *Physa* wurden ähnliche Erscheinungen beobachtet, aber auch ohnehin würden wir an der wichtigen Rolle der Kerne bei der Bildung der Excretstoffe gar nicht im Zweifel sein, sobald es heutzutage als eine wohl begründete Tatsache angenommen werden muß, daß der Kern bei den meisten Stoffwechselvorgängen in der Zelle in hervorragender Weise beteiligt ist. Seine vermittelnde Rolle bei der Verarbeitung des Dotters steht wohl außer Zweifel. Bedeutend wichtiger dürfte die von Meisenheimer aufgeworfene Frage sein, ob es sich bei der Bildung der Flüssigkeitsräume nicht etwa um die Differenzierung der Kerne selbst handelt? Für die Entscheidung dieser Frage fehlt noch zurzeit, wie dieser Autor richtig bemerkt, jeder Anhalt. Trotzdem halten wir es für höchst wahrscheinlich, daß es sich bei der Bildung der Flüssigkeitsräume nicht ausschließlich um Stoffwechselvorgänge, sondern auch um gleichzeitige Differenzierung der Kerne handelt.

In physiologischer Beziehung werden die Hohlräume seit Warneck (1850) mit den Ernährungs- und Excretionsprozessen in Beziehung gebracht. Kofoid ('95) betrachtet die Furchungshöhle ausschließlich als eine »Excrethöhle«, dagegen stellt Meisenheimer ('96) die Ernährungsvorgänge mehr in den Vordergrund. Dieselben beständen im Verbrauch des ursprünglichen Dotters und des von einzelnen Blastomeren aufgenommenen Eiweißes. Wir stimmen dessen Ansicht ohne weiteres zu, denn wir fanden oft bei den beiden *Physa*-Arten (*Ph. fontinalis* und *Ph. hypnorum*) sowohl Eiweiß- als auch Dotterpartikelchen nicht nur in den Entodermzellen, sondern auch in einzelnen Ectodermzellen und in der Furchungshöhle ein fein granuliertes Gerinnsel, dessen Granula sich mit Hämatoxylin lebhaft

tingieren. Ich glaube kaum, daß es Excretkörnchen sind, man dürfte sie vielmehr als fein verteiltes Eiweiß betrachten. Wie dem tatsächlich sei, darüber können weder Tinktionen, noch die nicht ganz verläßlichen mikrochemischen Reaktionen näheren Aufschluß geben. Einstweilen müssen sich also unsre Vermutungen hauptsächlich auf morphologische Erscheinungen stützen. Dieselben bestehen bei *Physa* im unausgesetzten Ausschicken und Einziehen von Fortsätzen in der Ausbildung von feinen seitlichen Pseudopodien, im fortwährenden Wechsel der Konfiguration einzelner Blastomeren, welche wohl keinen andern Zweck haben können, als eine rege Wechselwirkung zwischen denselben zu ermöglichen. Es unterliegt für uns keinem Zweifel, daß dieser Wechselverkehr zwischen den Furchungszellen nicht nur den Stoffwechsel sondern auch die Differenzierung derselben zum Zwecke hat.

Wir kommen nun zu einer andern Frage, welche unsres Wissens zuerst von Kofoid (*Limax*) angeregt wurde, warum nämlich die Furchungshöhle bei den Landpulmonaten bedeutend größer ist als bei den Süßwasserpulmonaten und bei letzteren größer als bei den marinen Formen. Kofoid sucht die erstere Erscheinung durch die Annahme zu erklären, daß die Quantität des Eiweißes und die Stärke der Eiweißhüllen auf den Excretions- und Respirationsprozeß hemmend einwirken. Infolgedessen muß bei den Landpulmonaten, deren Eier von einer mächtigen Eiweißhülle und einer sehr starken Membran umgeben sind, der enorme, periodisch wiederkehrende Flüssigkeitsraum entstehen. Dem gegenüber hebt Meisenheimer ('01) hervor, daß *Dreissensia* in dieser Beziehung den Landpulmonaten *Limax* eher übertrifft, trotzdem ihre Eier von einer schwächeren Eiweißhülle umgeben sind. Auch die weitere Annahme Kofoids, daß nämlich das Süßwasser auf die Exosmose der Excretstoffe hemmend einwirkt, wird von Meisenheimer auf Grund der Befunde bei *Dreissensia* zurückgewiesen. Die Experimente mit *Physa*, deren Eier Kofoid in Salzlösungen von verschiedenen Konzentrationen sich entwickeln ließ und dabei eine Reduktion der Excrethöhle beobachtete, weist Meisenheimer ganz richtig zurück, indem er darauf hinweist, »daß ein derart abnormes Medium, in dem sich die Eier befinden, den Organismus unbedingt schwächen und seine Lebenstätigkeit herabsetzen muß, wenn die Furchung dabei auch noch normal verläuft«. Nach eignen Versuchen an *Physa*-Eiern, welche in Seewasser von verschiedenen Konzentrationen bis zu 25 % gezüchtet wurden, muß ich dessen Ansicht im vollen Maße bestätigen.

Unter diesen abnormen Bedingungen äußert sich die Herabsetzung der Lebenstätigkeit der Keime besonders in dem Umstande, daß die Eier zur Erreichung einer bestimmten Entwicklungsstufe etwa viermal so viel Zeit bedürfen wie unter vollkommen normalen, wenn überhaupt die Entwicklung nicht ganz gehemmt wird. Außerdem spricht dafür auch ein bedeutender Prozentsatz abnormer Formen, welche trotz ungünstiger Bedingungen doch zur Ausbildung der Schneckengestalt gelangen.

In der freien Natur verhalten sich die Seeformen in bezug auf die Ausdehnung der Furchungshöhle sehr verschieden. Bei einigen derselben ist sie, zumal in den Anfangsstadien, kaum angedeutet [*Nassa* (Bobretzki), *Umbrella* (Heymons)], bei andern sehr klein *Aplysia* (Carazzi), *Polycera* und *Acera* (nach eignen Beobachtungen)], bei *Crepidula* (Conklin) ist sie nur auf die Anfangsstadien beschränkt und bei *Patella* (Patten) und *Trochus* (Robert) ziemlich weit[1].

In andern Gruppen, namentlich bei Cölenteraten und Echinodermen, erreicht die Furchungshöhle eine sehr bedeutende Ausdehnung. Es stellt sich somit heraus, daß die äußeren Bedingungen, im gegebenen Falle das Seewasser, an und für sich keinen bestimmenden Einfluß auf die Bildung und Ausdehnung der Furchungshöhle ausüben, sondern daß hierbei hauptsächlich innere Faktoren im Spiele sind. Unsrer Ansicht nach ist es nicht etwa die Quantität und Qualität des Dotters allein, auch nicht die Menge des den Keim umgebenden Eiweißes, sondern in erster Linie die eigenartige Struktur des Eiplasmas selbst, von welcher sowohl der spezifische Stoffwechsel, als auch der Gang der Entwicklung reguliert wird. Ohne diese Annahme könnte man nicht verstehen warum bei sonst gleichen Bedingungen die Furchungshöhle einmal enorm weit, ein andres Mal sehr eng ist oder gar nicht ausgebildet wird, ferner warum der Dottervorrat bald schneller bald langsamer verbraucht oder aber großenteils für die Larvenperiode aufgespeichert wird. Diese Erscheinungen hängen offenbar mit der spezifischen Ökonomie in den einzelnen Ontogenien zusammen.

Zum Schlusse wollen wir noch der morphologischen Bedeutung der Furchungshöhle einige Bemerkungen widmen. Es wurde bereits erwähnt, daß Kofoid (*Limax*) die Furchungshöhle der Mollusken

[1] Bei zwei mit Rücksicht auf die Quantität des Deutoplasmas extremen Formen *Siphonaria lepida* und *Aplysia* sp. (Fujita '04) wird keine Furchungshöhle ausgebildet, wenigstens wird sie weder im Text erwähnt noch in den Abbildungen ersichtlich gemacht.

als eine »Excrethöhle« bezeichnet, welcher Ausdruck nach MEISENHEIMER mit Bezug auf die größere physiologische Bedeutung dieses Hohlraumes gut angebracht ist. Beide Autoren legen somit das Hauptgewicht auf die physiologische Bedeutung der Furchungshöhle und KOFOID spricht ihr sogar jede Bedeutung für den Furchungsprozeß ab, wie dies aus folgender Äußerung hervorgeht: »the existence of a cleavage cavity is dependent more upon the physiological necessities of the egg than upon the internal process of cell division, or the mechanical necessities of cleavage, and than is preeminently physiological than morphological«.

Wir gestehen, daß wir diese Auffassung etwas unvermittelt finden und daß wir überhaupt nicht verstehen, wie Autoren, die sich mit den Schicksalen der Furchungshöhle und den Furchungsvorgängen eingehend befaßt haben, den einleuchtenden Zusammenhang mit dem Verlaufe des Furchungsprozesses selbst entweder übersehen oder wenigstens stillschweigend übergehen. Wäre die Entstehung und Ausdehnung der Furchungshöhle nur der Ausdruck einer Fluctuation im Ausscheiden und Entleeren der Secrete, so wären wir angesichts der oben erwähnten Arten zu dem Schlusse gedrängt, daß bei ihnen die nutritiven und excretorischen Funktionen entweder in ganz andrer Weise vor sich gehen (wie dies KOFOID annimmt) oder im Vergleich zu andern Blutsverwandten auf ein Minimum reduziert werden. Es handelt sich aber gerade um solche Formen, deren Ei sich durch eine große Dottermenge auszeichnet, bei denen man also einen regen Stoffumsatz und eine entsprechend gesteigerte Energie der Ausscheidung voraussetzen sollte. Nun hat neulich HOFFMANN ('02) nach eingehenden Untersuchungen an *Nassa mutabilis* den Beweis erbracht, daß der Dotter besonders in den ersten Stadien sehr eifrig verarbeitet wird. Wir dürften also erwarten, daß bei einem intensiven Stoffwechsel sich auch ein weiter Excretraum ausbildet, was jedoch keineswegs der Fall ist. Im Gegenteil ist die primäre Furchungshöhle bei der genannten Form sehr klein und gleicht sich bald aus. KOFOID möchte diese Erscheinung dem Einflusse äußerer Faktoren zuschreiben, welcher, wie wir oben gesehen haben, zum mindesten sehr problematisch ist.

Der Mangel bzw. die Reduktion der Furchungshöhle entspricht in diesem Falle, unsrer Meinung nach, keineswegs den physiologischen Prozessen, sondern dürfte sich einfach aus durch den Dotterreichtum eingeengten Raumverhältnissen und den hierdurch verursachten Furchungsmodalitäten als eine architektonische Notwendigkeit ergeben.

Die Beziehung zur Furchung ist also eine unmittelbare und nachweisliche. Daß sich in den inneren Hohlräumen, wie sie sich aus der Konfiguration und den gegenseitigen Größenverhältnissen der Blastomeren ergeben und Hand in Hand mit der Entwicklungstätigkeit derselben verändern, je nachdem sich die Zellen durch Fortsätze zu verbinden oder behufs der Teilung abzurunden haben, stets auch Excretstoffe ansammeln, ist für uns ebenfalls selbstverständlich.

Die Bedeutung der Furchungshöhle, wie sie aus den Differenzierungs- und Gestaltungsprozessen des Embryo resultiert, würde unsres Erachtens im besonderen darin liegen, daß durch ihre Ausbildung ein freier und allseitiger Kontakt zwischen den einzelnen Blastomeren ermöglicht und ihre Verschiebbarkeit wesentlich erleichtert wird. Für diese Auffassung bietet der Furchungsprozeß bei *Physa* recht viele Belege. Wir wollen beispielsweise nur einige derselben herausgreifen. Wir erinnern, daß zwischen den ursprünglichen zwei Blastomeren ein auffallend weiter Hohlraum gebildet wird, der alsbald bei gleichzeitiger Ausstoßung der Flüssigkeit zum Schwinden gebracht wird. Ist dieser Raum lediglich eine Excrethöhle im Sinne Kofoids? Kann man schon in dieser Phase einen so regen Stoffwechsel voraussetzen, der eine derart ausgiebige Excretion zur Folge hätte? Wir glauben es kaum. Wenn man aber bedenkt, daß an diesem so wie besonders in den nächstfolgenden Stadien bereits über die Achsenverhältnisse, über die Richtung der Spirale, über die Lage der Mesodermelemente usw. entschieden wird, so dürfte der Grund der Ausbildung von enormen Hohlräumen in den Anfangsstadien eher in der Notwendigkeit von Vorbereitungsstadien zu suchen sein, in denen die Differenzierung der Furchungszellen die Hauptaufgabe bildet.

Ein weiteres Beispiel bietet uns das 24zellige Stadium. Wir haben einen handgreiflichen Differenzierungsprozeß an den vier Makromeren kennen gelernt, welcher sich in der Ansammlung von färbbaren Körnchengruppen am vegetativen Pole, in ihrer Wanderung gegen das Centrum des Keimes und ihrem schließlichen Verschwinden äußert und erinnern uns, daß dabei alle 24 Zellen mit ihren centripetalen Fortsätzen in der Mitte des Keimes zusammentreffen. Es gelangt ferner der centripetal gerichtete Fortsatz der Makromere 3*D* in einen innigen Kontakt mit eben solchen Fortsätzen der übrigen Blastomeren, vorzüglich aber denjenigen der Ectodermzellen, wird nachher unmittelbar vor der Teilung eingezogen, wobei sich die Makromere abrundet und an die Oberfläche des

Keimes steigt. Nach der Abtrennung der Urmesodermzelle $4d$ bleibt diese Makromere bis zur Gastrulation an der Oberfläche ohne sich zu teilen, während die letztere vor ihren nächsten Teilungen periodisch in die Furchungshöhle einsinkt, sich mit andern Blastomeren in Verbindung setzt und während der Teilung wieder an die Oberfläche steigt.

Beispiele ähnlichen periodischen, teilweisen Einsinkens und Auftauchens, des Ausschickens und Einziehens von Fortsätzen wiederholen sich fast bei allen sich furchenden Blastomeren mit dem Unterschiede, daß die centralwärts gerichteten Fortsätze bald feiner bald massiver sind. Stets wird dadurch ein Hohlraum gebildet, dessen Weite der Zahl und Größe der sich gleichzeitig furchenden Zellen entspricht. Ob sich derselbe jedesmal mit einer Excretionsflüssigkeit füllt und ob dieselbe ausgestoßen wird, darüber fehlen uns zuversichtliche Beobachtungen. Wir glauben jedoch annehmen zu dürfen, daß die erwähnten Erscheinungen des periodischen Ausschickens und Einziehens von Fortsätzen nicht ausschließlich im Dienste der Ernährung und Excretion stattfindet, sondern vorwiegend zum Zwecke eines wechselseitigen Stoffaustausches zwischen den Zellen, dessen Natur und Bedeutung uns freilich nicht näher bekannt ist.

Sollte tatsächlich die Hauptbedeutung der periodisch wiederkehrenden Furchungshöhle lediglich in nutritiven Prozessen zu suchen sein, wie dies mehrere Forscher annehmen, alsdann müßte der ursprüngliche Dottervorrat sehr bald erschöpft sein, da ja schon vom zweizelligen Stadium an mächtige Excrethöhlen entstehen und unausgesetzt wiedergebildet werden, die nach dieser Auffassung als Ausdruck eines energischen Stoffwechsels zu betrachten sind. Indessen ist dies bei *Physa* keineswegs der Fall, vielmehr findet man noch kurz vor der Gastrulation und während derselben deutlich erkenntliche Dotterelemente nicht nur in den zahlreichen Entodermzellen, sondern auch in den Makromeren des primären Mesoderms. Wenn wir ferner erwägen, daß bei dotterarmen Eiern während der Furchung oft sehr mächtige, dagegen bei dotterreichen sehr unansehnliche Hohlräume gebildet werden, so sind wir zur Annahme gedrängt, daß es nicht rein physiologische Kriterien sind, welche die Ausbildung und Ausdehnung der Furchungshöhle bedingen, sondern daß hier ebensowohl morphologische Momente eingreifen und daß wir nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung dieser beiden Seiten der Embryogenie Aussicht haben können einen tieferen Einblick in die eigentliche Rolle der Furchungshöhle zu gewinnen.

II. Vergleichende Betrachtungen.

13. Spiralfurchung.

Das Problem dieser in der Ontogenie weit verbreiteten Erscheinung vereinigt in sich eine Reihe von Einzelfragen, deren Lösung nicht nur für das Verständnis morphogenetischer Vorgänge bei Formen, wo sie typisch vorkommt — wie bei zahlreichen Mollusken, Anneliden, und Turbellarien (*Discocoelis*) — sondern für das Verständnis der gesamten Furchungsmechanik von eminenter Bedeutung sein würde[1].

Man sollte zunächst die Hauptfrage entscheiden: worin besteht denn das Wesen dieser Furchungsform?; ferner die Fragen: in wie weit kann dieselbe eine phylogenetische Bedeutung, sowohl für die betreffenden Tierarten, als für ganze Tiergruppen haben? in welcher Beziehung steht die Spiralfurchung des Eies zur morphogenetischen Differenzierung und zur Asymmetrie des fertigen Gasteropoden? wovon hängt die Richtung einzelner spiraler Zellteilungen ab? wann mag sich die Konstanz spiraler Teilungsrichtungen bei den betreffenden Formen gefestigt haben? u. dgl. mehr.

Was zunächst die Hauptfrage nach dem Wesen der Spiralfurchung betrifft, so wurde ihre Lösung in ganz zutreffender Weise in der Erforschung der Gründe gesucht, welche jene ursprünglich verursacht und zu einem weit verbreiteten Furchungstypus gemacht haben. Hier gehen aber die Ansichten der Autoren sehr auseinander und lassen sich auf die gesamte Auffassung der Entwicklungsvorgänge des Einzelnen zurückführen, wie dies aus den weiter unten auseinandergesetzten Ansichten einiger Autoren hervorgeht.

Nach Conklin ('97) wird die Furchung in der Konstanz ihrer Richtungen durch die spezifische Struktur des Keimplasmas (»the intrinsic structur of the germinal protoplasm«) causal bedingt. Unmittelbares Eingreifen mechanischer Faktoren wäre bei der Differenzierung ausgeschlossen, sie geht vielmehr durch Plasmabewegungen vor sich und nur in gewissen Punkten wäre es durch den Verlauf der im Ei bestimmten Entwicklung gewissermaßen vorgetäuscht (»exact simulation«). Es müßte demnach die qualitative Sonderung der Organanlagen stets schon durch die ersten Teilungen eingeleitet

[1] Nach Mead ('97) ist die Spiralfurchung bei 16 Anneliden, neun Mollusken und einer Turbellarie bekannt. Seit 1897 hat sich die Zahl der spiralfurchenden Formen wenigstens um sechs vermehrt.

werden, so daß zwischen der Furchungsform und der Morphogenese innige Beziehungen beständen. Der Furchung wäre folglich eine phylogenetische Bedeutung nicht abzusprechen; die Spiralfurchungen von Mollusken, Anneliden und Polycladen würden sich nach Conklin in dieser Hinsicht ähnlich wie das Gastrula-, das Larven- und das Reifenstadium bei Metazoen überhaupt verhalten.

Anders Child ('00), der auf dem organistischen Standpunkte Whitmanns steht. Das verschiedene Verhalten der Blastomeren unter normalen und anormalen Furchungsbedingungen hängt nach ihm von ihrer Beziehung zum Ganzen ab. Nur der causale Einfluß des Gesamtorganismus auf die Bestandteile macht es erklärlich, daß bei verwandten Formen dieselben Zellen verschiedenes Schicksal haben können. Die rein quantitative Furchung wird anfänglich durch mechanische Faktoren, wie den gegenseitigen Druck, die Adhäsion, die Oberflächenspannung u. dgl. bestimmt, welche ihr die für die Organisation und eine frühzeitige Sonderung der Organe günstigste Form sichern. Das Zusammenspiel äußerer Faktoren sorgt aber nur dafür, daß jede Zelle mit möglichst vielen und stets denselben Zellen in Kontakt komme, und da eine derartige Gruppierung am ehesten bei der Spiralfurchung erreicht wird, so wird dieser Furchungstypus von der Selection begünstigt und ist infolgedessen allgemein verbreitet. Einen Angriffspunkt biete der Selection die Beschaffenheit der Eizelle, welche wenigstens die Richtung der ersten Furche irgendwie vorausbestimmt[1]. Der Spiraltypus erscheint also in dieser Fassung als ein Resultat der Selection. Die Spiralfurchung hätte als solche keine phylogenetische Bedeutung; diese darf erst der bilateralen Furchung, welche früher oder später in die Entwicklung einsetzt, zugeschrieben werden. Es würde sich also daraus ergeben, daß die Furchung selbst Änderungen erfahren kann, welche nicht notwendig auf die späteren Stadien, die Larve und das fertige Tier zurückzuwirken und übertragen zu werden brauchen.

Nach Wilson rührt die Spiralform der Furchung von dem frühzeitigen Erscheinen der Alternation in den Zellteilungen her, die wieder ein Resultat mechanischer Faktoren, in erster Linie des Gegendruckes der Zellen darstellt. Der Einfluß jener Faktoren kann jedoch nur im Wege der Vererbung in die Entwicklung als gestaltende Komponente eingreifen. Phyletisch leitet Wilson in Über-

[1] Ähnliches findet sich in der Drieschschen Theorie der »epigenetischen Evolution« der Organismen.

einstimmung mit Conklin die Spiralfurchung von der radialen, beziehungsweise orthoradialen[1] ab und will ihr selbst eine phylogenetische Bedeutung nur insofern zuschreiben, als sie mit der fortschreitenden Abkürzung und Kondensierung der Entwicklungsprozesse entsprechende Modifikationen erfahren hatte. — Holmes hat sich ebenfalls für eine phylogenetische Bedeutung der Furchung ausgesprochen, indem er einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Furchung und der Asymmetrie des fertigen Tieres annimmt.

Auf demselben Standpunkte wie Conklin und Holmes steht auch Robert ('03), der ebenfalls zwischen dem Furchungsmodus und der definitiven Gestalt innige Beziehungen annimmt. Bei *Trochus* kommt nämlich die erste Andeutung der Asymmetrie fast genau an demselben Stadium (von etwa 145 Zellen) wie bei *Crepidula* zum Ausdruck und wird durch den Teilungsmodus einer einzelnen Zelle (4*c*)[2] verursacht, deren läotrope Teilung das Übergewicht der rechten Seite des Embryos über die linke bedingt. Die Auffassung Roberts ist aus folgender Äußerung zu ersehen »on peut admettre que le sens de l'asymétrie des Gasteropodes est prédéterminé dans l'oeuf, qu'il se manifeste dès les premiers stades de la segmentation, et que cette asymétrie même a sa source dans la segmentation« p. 229.

Wir schließen uns der Auffassung Childs, daß der Spiraltypus ein Resultat der Selection ist, vollkommen an. Denn wir huldigen der Überzeugung, daß in der tierischen Ontogenie das allgemeine Prinzip der Natur: das Passende und Ausgiebigste unter möglichster Schonung des Kraftvorrates zu leisten, bewahrt wird, daß also dieselbe nicht nur passende Organisationen, sondern auch ontogenetische Entwicklungsweisen züchtet. Somit haben wir, wie Child richtig folgert, auch in der Spiralfurchung zweifellos eine Konfiguration vor uns, welche einer jeden Blastomere das Optimum des Stoffaustausches und der Wechselbeziehungen zu den übrigen sichert und auf diese Weise zu einer möglichst raschen Differenzierung derselben beiträgt. So erklärt es sich, daß die Furchung in der

[1] Conklins Bezeichnung für radiale Furchung (wo meridionale und äquatorielle Teilungsfurchen miteinander alternieren), während bei der Spiralfurchung die Lage der Furchen in der Diagonale alterniert.

[2] Es mag an dieser Stelle bemerkt werden, daß bei *Physa* der Beginn der Asymmetrie sich ebensowenig auf eine einzelne Zelle zurückverfolgen läßt, wie bei *Planorbis*, da die entsprechende Zelle des vierten Quartetts zu klein ist, um auf die Wachstumsvorgänge des ganzen Embryos einen entscheidenden Einfluß ausüben zu können.

Verteilung der Blastomeren sich nach den Verhältnissen des Raumes zu richten scheint. Beim Alternieren der Zellteilungen finden nämlich die neu entstehenden Zellen den freiesten Raum zur Entwicklung und stehen auch mit möglichst vielen benachbarten Zellen im Kontakt; hierin liegt auch der Grund, warum sich der spiralige Typus, welcher den Zellen die günstigsten Raumverhältnisse bietet, überhaupt ausgebildet hat und bei verschiedensten Tiergruppen vorkommt.

Das Ei braucht höchst wahrscheinlich keine spezifischen Stoffe zu besitzen, von denen die Richtung der Spiralfurchung abhängen würde[1].

Die Richtung der Naturauslese allein entscheidet darüber, ob sich dieser oder ein andrer Furchungstypus bei einer Tierform herauszubilden hat.

Wir wollen zum Schluß die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß spirale Drehungen in der ganzen organischen Natur zu den gewöhnlichsten Erscheinungen gehören. Schon bei Protozoen sind dieselben allgemein verbreitet. Die spiralgewundenen Schalen der Foraminiferen, die trichterförmige Spirale des Peristomiums bei peritrichen Infusorien brauchen nicht erst erwähnt zu werden. In höheren Tierkreisen sind aufgerollte Antennen, Hinterleiber oder Schwänze[2] allenthalben zu finden. Wer wäre indessen imstande anzugeben, warum eine *Vorticella* oder *Trichodina* eine dextrale und eine *Spirostoma* eine sinistrale Windung anlegt[3]. Zumal für die Lebensinteressen des Tieres die Windungsrichtung gleichgültig ist!

Die betreffende Drehungsfähigkeit mag schon in der Beschaffenheit der Ahnenzelle vorhanden gewesen sein, da bei diesen Unicellulaten von Wechselwirkungen, Adhäsion, Gegendruck und andern Momenten, auf welche man die Spiralbildungen der Metazoen zurückzuführen versucht, keine Rede sein kann.

Wie es nun müßig wäre, die Natur jener ursprünglichen Fähigkeit erschließen zu wollen, ebenso verhält es sich mit den Erklärungsversuchen in betreff des Ursprungs und der Richtung der Spiral-

[1] Wir haben versucht die Eikeime von *Physa* sowie sonstiger Tiere, in deren Bau Spiralasymmetrie in markanter Weise zum Ausdruck kommt, wie z. B. die Vorticellen, in polarisiertem Licht zu betrachten, ohne irgend einen positiven Anhaltspunkt darüber erlangen zu können, ob sie einen spezifischen Stoff enthalten, welcher die Polarisationsebene nach entgegengesetzter Richtung drehen würde.

[2] Der stets nach links gekrümmte Schwanz des Haushundes.

[3] Vgl. Delage, Zoologie Concrète. I. p. 454—456.

furchung und der Schalendrehung bei Gasteropoden. Dies schien aber nicht einem jeden Autor eingeleuchtet zu haben.

Bei der Spiralnutation der Pflanzen umschreiben die Botaniker einfach diese Erscheinung, indem sie dieselbe aus einer Anlage zur kreisrunden Bewegung, verbunden mit Geotropismus und andern »inneren Ursachen« erklären, sämtlich Erklärungen, die nach Bütschli in die Kategorie der Umschreibungshypothesen hingehören. Wenn wir dagegen die spiralige Blattstellung an einem Pflanzentriebe betrachten, so wird uns auch hier die für das Wachstum und Assimilation günstigste Ausnutzung des Raumes deutlich entgegetreten, also dasselbe Prinzip, welches wir für die Schiefstellung der Kernspindeln bei der Spiralfurchung geltend gemacht haben. Hiermit ist unser Erklärungsvermögen aber auch zu Ende.

Desgleichen wäre es müßig, die Frage zu erörtern, wie und wann sich die Spiralfurchung aus der radialen oder bilateralen Furchung entwickelt haben mag. Um darüber zu sprechen, müßte zuvörderst die Ursprünglichkeit jener andern Furchungstypen nachgewiesen werden, wozu uns leider jedwede Anhalte fehlen.

Im Zusammenhang damit steht auch die Frage zur Erörterung, ob es zwischen der Spiralfurchung und der Gestalt des fertigen Tieres Wechselbezüge gibt oder nicht? Kann die Richtung der Zellteilungen die Richtung der Schalendrehung beeinflussen? Von großer Bedeutung ist in dieser Hinsicht der Umstand, daß bei Anneliden aus einer spiralen Furchung ein streng bilateraler Organismus resultiert. Damit erscheint die Rolle der Spiralfurchung auf ihr eigentliches Gültigkeitsgebiet eingeschränkt. Bei den meisten Gasteropoden tritt der spiralige Furchungstypus, trotz der Asymmetrie der fertigen Schnecke, im Laufe der Entwicklung zugunsten der Bilateralität immer stärker zurück, um schließlich völlig verwischt zu werden. Die Gasteropodenlarven sind eben im frühen Trochophorastadium streng bilateralsymmetrische Organismen, die erst später mit der Ausbildung der Schalenanlage asymmetrisch werden.

Holmes meint, daß ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen der Spiralfurchung und der Schalendrehung auch dann bestehen könne, wenn es zu subtil wäre, um in den zwischenliegenden Stadien direkt nachgewiesen zu werden, wir möchten uns aber trotzdem gegen die Annahme einer causalen Beziehung aus folgenden Rücksichten erklären.

Die Furchungsperiode ist in der Entwicklung eines Tieres ebensogut eine Lebensphase wie die Zeit der Reife und wie uns die er-

worbene Metamorphose der Tiere lehrt, werden für jede Phase, je nach den Bedingungen, unter welchen sie verlaufen, besondere morphologische Eigenschaften herangezüchtet; dies muß folglich auch für die Furchungsform gelten. Es ist zweitens zu beachten, was den Autoren entgangen sein mag, daß zwischen den Drehungen der Zellteilungsebenen und der Gehäuse auch promorphologisch gar kein Zusammenhang existiert: ist ja die Spiralfurchung der Ausdruck eines streng symmetrischen Baues, welcher mit Asymmetrie gar nichts zu tun hat. Außerdem darf man nicht vergessen, daß die erste Spirale stets in entgegengesetzter Richtung angelegt wird, als die Schale gewunden ist, so daß z. B. dextral gewundene Schnecken ihre Furchung stets in laeotroper Richtung einleiten.

Die Art und Weise, wie die Schalenwindung bei Schnecken entstanden sein mag, können wir an dieser Stelle unberücksichtigt lassen, wenn diese Darstellung mit einer Erörterung, die auf eine ausgedehnte, widerspruchsvolle Literatur Bezug zu nehmen hätte nicht verquickt werden soll. Doch möchten wir das eine betonen, daß die Faktoren, die die Schalenwindung veranlaßt haben, welcher Art sie auch seien, nur die ausgeschlüpfte, freilebende Schnecke betreffen können und folglich auf den Verlauf der Furchung nur in einer höchst indirekten Weise rückwirken würden.

Es gibt unter dextralen Schnecken Arten, bei denen einzelne Individuen gelegentlich linksgewunden sind, dann solche, wo sinistrale Exemplare häufiger werden; ferner gibt es ausschließlich sinistrale Formen. Für einige solche sinistralen Formen wurde nun auch in der Spiralfurchung eine dem normalen Typus der dextralen Arten entgegengesetzte Richtung der Teilungsspindeln nachgewiesen und als »reversed cleavage« bezeichnet. Diese Erscheinung, die auf ein Abhängigkeitsverhältnis hinzudeuten scheint und verschiedene Auslegung erfahren hat, erklärt sich nach der Ansicht Conklins, Roberts, Casteels sehr einfach aus der Inversität im Bau der betreffenden Eizellen. Für den Grund der Inversität selbst fehlt uns ebenso wie für den Ursprung der individuellen Variabilität überhaupt, jede Erklärung. Phylogenetisch werden wir wohl richtig annehmen, daß es ursprünglich irrelevant war, ob die Eier normal oder invers waren und dextrale oder sinistrale Exemplare lieferten. Je nach der Art wurde bei der Naturauslese diese oder jene Richtung mehr begünstigt, so daß z. B. bei der Weinbergschnecke gegenwärtig die atavistische Inversität sich nur ausnahmsweise einstellt. In beiden Fällen bleibt die ontogenetische Prospektivität dieselbe, nur ist sie umgekehrt, so

daß sich auch sämtliche Entwicklungsstadien im entgegengesetzten Sinne ausbilden müssen. Ob zwischen der Furchung und dem Bau des Reifestadiums ein direkter oder gar kein Zusammenhang besteht, wäre sodann vollends gleichgültig.

Daß die Erklärung des Unterschiedes der Drehungsrichtungen durch Inversität plausibel ist, erhellt schließlich aus den zahlreichen Fällen, wo bei höheren Tieren z. B. bei Säugetieren oder beim Menschen Individuen mit strenger anatomischer Inversität vorkommen. Schließlich erinnern wir an jene Pflanzenarten, wie *Hibertia dentata* oder *Solanum dulcamara*, bei denen die Nutationsrichtung wechseln kann. Auch bei ihnen kann die entgegengesetzte Disposition im anatomischen Bau nur auf inversen Bau der Keimzelle zurückgeführt werden, zumal es auch sonst Pflanzenarten gibt, bei denen die Windung nach links vor sich geht und solche, welche konstant nach rechts winden.

14. Allgemeine Betrachtungen über das sekundäre Mesoderm [larvaler Mesoblast, Ectomesoblast, primäres Mesoderm (Eisig)].

In meiner vorläufigen Mitteilung ('97) habe ich diejenige Partie des Mesoderms von *Physa fontinalis*[1], deren Ableitung vom dritten Quartett oben geschildert wurde, »sekundäres« Mesoderm genannt im Gegensatz zum »primären« oder Urmesoderm. Obwohl diese Bezeichnung aus theoretischen Rücksichten vermieden werden sollte, da man wohl noch nicht darüber einig ist, welche von den beiden Mesodermanlagen als sekundär anzusehen ist, so habe ich sie dennoch in dieser Arbeit beibehalten, weil sie sich bereits in der betreffenden Literatur ziemlich eingebürgert hat. Mit Bezug auf die Abstammung dürfte die von englischen Autoren gebrauchte Bezeichnung »Ectomesoblast« wohl am passendsten sein, wenngleich dieselbe auch nicht ganz korrekt ist.

Das bereits bei mehreren Mollusken und Anneliden nachgewiesene sekundäre Mesoderm entsteht ausschließlich aus der sogenannten Ectodermgeneration und liefert entweder nur larvale Organe (daher larvaler Mesoblast) oder aber auch definitive.

Die bisherigen Angaben über dessen Genese, Differenzierung und Endschicksale sind meistenteils noch sehr schwankend, so daß sich der Vergleich nur in engen Grenzen bewegen kann. Wir wollen

[1] Bei *Physa hypnorum* wird das sekundäre Mesoderm nach meinen Beobachtungen genau in derselben Weise gebildet, wie bei *Physa fontinalis*, unsre Ausführungen beziehen sich somit auf beide Arten.

denselben mit einer Form beginnen, die in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung *Physa* am nächsten steht, nämlich mit *Planorbis* (Holmes). Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß es dieselben Mutterzellen sind, welche bei diesen Formen den Ausgangspunkt der Entwicklung des sekundären Mesoderms bilden, ferner daß ihre erste und zweite Teilung ebenfalls in ganz übereinstimmender Weise verläuft und erst bei den weiteren Teilungen sich ein scheinbar wesentlicher Unterschied einstellt. Wir müssen, bevor wir diesen klarlegen, den Leser darauf aufmerksam machen, daß Holmes die vorderen Quadranten mit *b* und *c* anstatt wie wir mit *a* und *b* bezeichnet hat, was bereits bei der Darstellung der zweiten Furchung eingehend erörtert wurde. Daselbst S. 523—527 ist auch die irrtümliche Bezeichnung dieser beiden Quartette in meiner vorläufigen Mitteilung berichtigt worden.

Die Differenzen zwischen *Physa* und *Planorbis* bestehen einzig und allein darin, daß bei der ersteren die paarigen Stammzellen $3a^{21}$, $3b^{21}$ und $3a^{22}$, $3b^{22}$ vor ihrer definitiven Umwandlung in reine Mesoblasten je zwei Mikromeren abgeben, die an der Bildung des Mesoderms gar nicht teilnehmen, sondern sich der Entodermplatte zugesellen, während dieselben vier Zellen bei *Planorbis* (von Holmes mit $3b^{21}$, $3b^{22}$ und $3c^{21}$, $3c^{22}$ bezeichnet) nur je eine Mikromere abschnüren, worauf sie sogleich in die Furchungshöhle einsinken und sich dort in acht äquale Mesodermzellen teilen. Wenn man diese letzteren in der Fig. 50, Taf. XXI, bei Holmes und in unsrer Fig. 50 vergleicht, so kann man angesichts ihrer vollkommen identischen Lage und Gruppierung gar nicht in Zweifel sein, daß es ganz homologe Zellen sind. Holmes macht jedoch ihre Homologie davon abhängig, ob unser zweites Mikromerenpaar, über dessen Endschicksal meine vorläufige Mitteilung keine Angabe enthält, sich auch an der Bildung des sekundären Mesoderms beteiligt. Diese Voraussetzung ist aber absolut ausgeschlossen[1]. Dessenungeachtet halten wir an der Homologie des sekundären Mesoderms bei den beiden Formen fest, denn wir stützen dieselbe lediglich auf die Identität der Mutterzellen und erachten den Umstand, daß sie behufs ihrer Sonderung in dem einen Falle eine zweimalige (*Physa*), in dem andern eine einmalige (*Planorbis*), inäquale Teilung durchmachen, als ganz nebensächlich. Übrigens hat uns die Vergleichung der betreffenden Figuren in Holmes' Arbeit

[1] Sie verbleiben an der Oberfläche und werden bei der Gastrulation mit der Entodermplatte eingestülpt. Über ihre Endschicksale wird im Kapitel »Enddarm« gehandelt.

wegen ihrer mangelhaften, zum Teil auch unrichtigen Bezeichnung keine ganz sicheren Anhaltspunkte zum strengen Vergleich gewährt, vielmehr die Vermutung nahe gelegt, daß dieser Autor möglicherweise die Abgabe des für *Physa* charakteristischen zweiten Mikromerenpaares übersehen haben mochte. Sollte dieselbe begründet sein, alsdann würde auch die weitere Differenzierung der Ectomesoblasten beider Formen ebenso überraschend ähnlich sein, wie in den Anfangsphasen, wenn nicht ganz identisch[1].

Ob bei *Planorbis* (Rabl) ebenfalls ein sekundäres Mesoderm ausgebildet wird, kann man aus dem Texte nicht erfahren, wir halten es jedoch bei der sonstigen Übereinstimmung, welche diese Form mit *Physa* und *Planorbis* (Holmes) zeigt, für höchst wahrscheinlich, zumal wir dafür in Rabls Fig. 22*B*, 23*B* und 27, in denen vor der Nierenzelle ein reich entwickeltes Mesoderm eingezeichnet ist (welches von den Mesodermzellen nicht herstammen kann), eine kräftige Stütze finden.

Außer den besprochenen Formen gibt es unter den Mollusken keine andern, bei denen das sekundäre Mesoderm aus dem dritten Quartett abgeleitet wäre, dafür aber unter den Würmern. Bei *Podarke* (Treadwell, '01) und *Thalassema* (Torrey, '03) geht es sogar aus drei Quadranten dieses Quartetts hervor, namentlich bei der ersteren Form aus $3a^{222}$, $3c^{212}$, $3d^{222}$, bei der zweiten aus $3a^{222}$, $3c^{2121}$, $3d^{2221}$. Merkwürdigerweise ist die Anlage in der vorderen Keimhälfte unpaar. Sie differenziert sich bei beiden Formen nach demselben Typus, wie die entsprechende Mutterzelle bei *Physa*, jedoch ist sie der letzteren nicht homolog, sondern einer winzigen Mikromere, die sich an der Bildung des Mesoderms gar nicht beteiligt, sondern ihre Mutterzelle $3a^{221}$. Aus der Darstellung Torreys ist es schwer zu entnehmen, welche Schicksale die einzelnen Descendenten von $3a^{222}$ haben, ob sie nämlich auch zum Teil im Ectoderm verbleiben.

Die beiden hinteren Stammzellen dürften sich, nach Torreys Fig. 21—24 zu schließen, nicht ganz harmonisch differenzieren, denn die Progenitur von $3d$ scheint viel stärker als diejenige von $3c$ zu

[1] Nachdem dieser Absatz abgefaßt worden ist, erschien die Arbeit Casteels '04 über *Fiona marina* (Nudibranchier), bei der die Entwicklung des sekundären Mesoderms vollkommen identisch mit *Physa* verläuft. Indem Casteel diese Identität hervorhebt, zeigt er auch an einem Schema, daß die Verhältnisse bei *Planorbis* Holmes bis auf den oben auseinandergesetzten Unterschied bei diesen beiden Formen übereinstimmend sind.

sein. Wie sich eigentlich die Sache verhält, läßt sich aus den nicht ganz klaren Figuren und der kurzen Darstellung jenes Autors nicht entnehmen und es erheben sich auch einige Zweifel über die Richtigkeit seiner Signifizierung.

Nach vollendeter Differenzierung sinken die nunmehr reinen Ectomesoblasten in die Furchungshöhle ein, schließen sich unmittelbar den beiden Mesodermzellen an, teilen sich alsbald teloblastisch, wobei die kleinen Tochterzellen in der Richtung gegen die letzteren zu abgeschnürt werden. Sie verhalten sich also in jeder Beziehung wie die äußeren Makromeren des Urmesoderms bei *Physa* und müßten ohne weiteres mit denselben identifiziert werden, wenn uns TORREY nicht versichern würde, daß ihre Descendenz mit aller Sorgfalt ermittelt worden ist.

Dasselbe Verhalten wie bei *Thalassema* sollen nach TORREY die beiden hinteren Ectomesoblasten bei *Podarke* (TREADWELL) zeigen, was um so mehr auffällt, als diese andern Mutterzellen entstammen. Überhaupt ist mit Rücksicht auf den letzteren Umstand schwer zu verstehen, inwiefern die Differenzierung des Mesoderms bei den genannten Arten übereinstimmen kann, was aber doch nach TORREY der Fall sein soll.

Die Abkömmlinge der beiden hinteren Ectomesoblasten liefern bei *Thalassema* fast das ganze Mesenchym der posttrochalen Region, während sie selbst einen Teil der Magen- und Oesophagusmuskulatur bilden.

Die Befunde TREADWELLS und TORREYS, nach denen das sekundäre Mesoderm auch den hinteren Quadranten des dritten Quartetts entstammt, werfen einiges Licht auf die Verhältnisse bei *Physa*, bei der, wie an entsprechender Stelle hervorgehoben wurde, die beiden hinteren Quadranten dieses Quartetts sich in ihrer Sonderung den beiden vorderen auffallend ähnlich verhalten, trotzdem sie kein sekundäres Mesoderm liefern. Wir möchten darin einen Hinweis auf ihre phylogenetische Rolle erblicken, da offenbar bei den Anneliden die ursprünglicheren Verhältnisse erhalten blieben.

In bezug auf den Ursprung des sekundären Mesoderms beansprucht *Thalassema* aus dem Grunde eine Sonderstellung unter den Anneliden und Mollusken, weil sich bei ihr außer den drei Quadranten des dritten Quartetts noch das erste Quartett einen bedeutenden Teil desselben liefert. Namentlich sinken gar sieben Zellen dieses Quartetts in die Furchungshöhle ein und werden zu Mesenchymzellen. Da das Einsinken erst auf sehr vorgerückten Furchungs-

stadien erfolgt, so konnte ihre Descendenz nicht exakt verfolgt werden, so daß Torrey nur die Gegend und die Quadrante anzugeben imstande ist, von denen die betreffenden Zellen herstammen. Es sind namentlich die Zellen *a* und *c* in der »intergirdle region«, welche unmittelbar oberhalb des Prototrochs liegen, ferner zwei in den Kreuzarmen *b* und *c* und eine in der Front der Apicalplatte; über den Rest finden wir keine näheren Angaben.

Angesichts des Umstandes, daß außer den genannten sieben Zellen noch 16 andre in die Furchungshöhle gelangen, welche aber von den Entodermzellen aufgezehrt werden, muß das Verhalten des Ectoderms bei *Thalassema* als eine höchst sonderbare Eigentümlichkeit angesehen werden, da derzeit ein solches bei keiner andern Form beobachtet wurde.

Um seine Befunde nicht ganz unvermittelt erscheinen zu lassen, zieht Torrey einige ältere Beobachtungen zum Vergleiche heran; namentlich diejenigen Kleinenbergs ('86 und Meyers, nach denen die neuro-muskularen Elemente von *Lepadorhynchus* aus der Prätrochalregion ihren Ursprung nehmen, ferner diejenigen Schimkewitschs ('93), welcher einen Teil des Mesenchyms bei *Dinophilus* durch Immigration der Ectodermzellen aus der vorderen Partie des Embryos entstehen läßt. Mit diesen ziemlich unbestimmt lautenden Angaben über die Genese dieser Zellen, so wie über ihre Endschicksale sind die Verhältnisse bei *Thalassema* bei weitem nicht aufgeklärt.

Den oben besprochenen Formen, bei denen das sekundäre Mesoderm entweder bloß aus zwei oder aus drei Quadranten des dritten Quartetts hervorgeht, schließen sich zwei Molluskenspecies an, bei denen es aus dem zweiten Quartett abgeleitet wird, namentlich *Unio* (Lillie, '95) und *Crepidula* (Conklin, '97). Bei der ersteren Form entstammt es einer einzigen Zelle $2a^2$ ($2a$ nach Lillie), deren Abkömmlinge die larvale Muskulatur des Glochidiums bilden, bei der zweiten drei Zellen $2a$, $2b$, $2c$, deren Differenzierung jedoch nicht näher ermittelt werden konnte. Conklin betrachtet diesen Teil des Mesoderms als einen »larvalen Mesoblast«.

Hiermit wäre nun die Zahl derjenigen Formen erschöpft, bei denen man den Ursprung des sekundären Mesoderms bis auf einzelne Stammzellen zurückverfolgen konnte. Zu diesen kämen noch mehrere Arten hinzu, bei denen zwar die Beteiligung der Ectodermgeneration an der Bildung des Mesoderms mit einiger Sicherheit nachgewiesen wurde, ohne daß es dabei gelungen wäre, die betreffenden Vorgänge im einzelnen zu verfolgen. In diese Kategorie gehören nach der

Zusammenstellung Torreys und andrer Autoren folgende Formen: *Aricia* (Wilson, '89), *Dreissensia* (Meisenheimer, '00), *Cyclas* (Ziegler '85), *Pisidium* (Lankester, '75), *Pholas* (Sigerfoos, '95), *Patella* (Patten, '86), *Paludina* (Erlanger, '91). Schließlich dürfte ein Teil des Mesenchyms auch bei folgenden Formen einen ectodermalen Ursprung haben: bei *Teredo* (Goette), *Anodonta* (Schierholz), *Astraea* (Horst), *Eupommatus* (Hatschek) und nach unsrer Meinung auch bei *Planorbis* (Rabl, '79). Zum obigen Verzeichnis müssen wir bemerken, daß es sich zum großen Teil bloß auf Vermutungen stützt. Wenn wir aber auch von allen zweifelhaften Fällen ganz absehen, so ist die Zahl der bisher sicher nachgewiesenen vollkommen ausreichend, um die Überzeugung aussprechen zu können, daß der doppelte Ursprung des Mesoderms eine unter den Anneliden und Mollusken weit verbreitete Erscheinung ist.

Es erübrigt uns noch einiger extremen Fälle zu gedenken. Zu diesen gehört *Limax*, bei dem nach Kofoid und Meisenheimer gar kein sekundäres Mesoderm gebildet wird, desgleichen *Trochus*, bei welchem Robert[1] bis zum Stadium von 228 Zellen keine Einwanderung von Ectodermzellen in die Furchungshöhle feststellen konnte, ferner *Siphonaria* und *Aplysia*, bei denen Fujita ('04) ebenfalls kein sekundäres Mesoderm finden konnte. Außerdem gehört in diese Kategorie eine ganze Reihe von Formen, deren Entwicklung in einer Zeit studiert wurde, in der die Existenz eines sekundären Mesoderms nicht einmal geahnt wurde.

Im direkten Gegensatze zu den erwähnten Formen, bei denen das ganze Mesoderm sich aus 4*d* ausbildet, steht *Paludina*, bei der nach Tönniges nur ein sekundäres Mesoderm zur Ausbildung gelangt. Es entsteht durch Auswanderung von Ectodermzellen längs des Verschlußrandes des Blastoporus. Die Angaben dieses Beobachters sind von Carazzi und andern Autoren einer scharfen Kritik unterzogen worden, die berechtigt zu sein scheint. Denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß bei *Paludina* die Entwicklung des Mesoderms aus 4*d* gänzlich unterbleiben sollte. Diese Form scheint in bezug auf die Mesodermbildung recht interessant zu sein, sobald Erlanger ('91) zu

[1] In einer soeben publizierten Nachuntersuchung ('04) über das Mesoderm von *Trochus* nimmt Robert seine obige Angabe zurück und behauptet, daß doch am genannten Stadium ein sekundäres Mesoderm, wahrscheinlich aus 3*c* und 3*d* gebildet wird. Leider sind die betreffenden Beobachtungen noch immer sehr mangelhaft und schwankend.

ganz widersprechenden Resultaten gelangte. Wie bei *Paludina* fehlt das Urmesoderm auch bei *Bythinia* (P. Sarasin).

Viel schwieriger sind die Pädoblasten Eisigs ('98) bei *Capitella* zu deuten, wenngleich sie bereits vielfach verglichen und gedeutet wurden. Nach unsrer Ansicht läßt sich zurzeit ein strenger Vergleich gar nicht durchführen, bis die Angaben Eisigs durch erneute Beobachtungen bekräftigt werden.

Die Ergebnisse der bisherigen spärlichen Beobachtungen über das sekundäre Mesoderm können im folgenden kurz zusammengefaßt werden.

1) Es entwickelt sich ganz unabhängig vom primären Mesoderm stets aus der sogenannten »Ectodermgeneration« und zwar bei den Mollusken und Anneliden ausnahmslos aus der zweiten oder dritten, bei den Gephyreen (*Thalassema*, Torrey) auch aus der ersten Generation.

2) Die Stammzellen des sekundären Mesoderms können beliebigen Quadranten entstammen, jedoch nehmen sie, *Thalassema* ausgenommen, stets von einem einzigen Quartett ihren Ursprung.

3) Ihre Differenzierung erfolgt öfters unter Abgabe von kleinen, chromatinreichen Zellen, welche sich unmittelbar an die Entodermplatte anschließen (*Physa fontinalis* et *hypnorum*), *Fiona* (Casteel), *Planorbis* (Holmes), *Thalassema* (Torrey).

4) Das sekundäre Mesoderm wird entweder ausschließlich zum Aufbau von larvalen Organen verwendet oder es entstehen aus ihm auch zum Teil definitive Organe, oder ausschließlich die letzteren.

5) Es entwickelt sich in einigen Fällen viel später als das primäre Mesoderm, z. B. bei *Trochus*, in andern mit demselben im gleichen Tempo: *Physa*, *Fiona*, *Planorbis* (Holmes).

Für die Beurteilung der Beziehung zwischen dem primären und sekundären Mesoderm geben die Befunde bei *Physa* sehr wichtige Anhaltspunkte. Es stellt sich nämlich aus denselben heraus, daß ein unzweifelhaft larvales Organ, die Urniere, nicht dem sekundären, sondern dem primären Mesoderm entstammt. Ferner liefert das erstere ausschließlich definitives Muskel- und Bindegewebe und spielt beim Aufbau des Embryos eine bedeutend wichtigere Rolle als das letztere, aus dem neben der Urniere noch die definitive Niere und wahrscheinlich auch das Herz und die Gonaden ihren Ursprung nehmen.

Mit Rücksicht auf diese Befunde, sowie auf den Umstand, daß

das sekundäre Mesoderm bei andern Formen sowohl larvale als auch definitive Muskulatur liefert, läßt sich ein Gegensatz zwischen einem larvalen und definitiven Mesoderm nicht länger aufrecht halten.

15. Vergleichende Betrachtungen über das primäre Mesoderm.

Das sog. »primäre Mesoderm« der Mollusken, Anneliden und Polycladen ist in der neueren Literatur bereits so oft und eingehend vergleichend besprochen worden, daß wir es kaum nötig haben das ganze Tatsachenmaterial bis ins kleinste Detail nochmals vorzuführen. Dies wäre schon aus dem Grunde ganz überflüssig, da neulich ROBERT ('03) in seiner *Trochus*-Arbeit die Furchungstabellen von 18 Mollusken, fünf Anneliden und einer Turbellarie zusammengestellt hat, welchen die das Mesoderm betreffenden Daten entnommen werden können. Angesichts dieser sehr dankenswerten Zusammenstellung halten wir es ebenfalls für überflüssig unsre vergleichenden Furchungstabellen beizufügen.

Die bereits von früheren Autoren betonte Übereinstimmung in der Ausbildung des Mesoderms bei den Mollusken und Anneliden wird durch die von Tag zu Tag sich mehrenden neuen Arbeiten im vollen Maße bestätigt. Es stellt sich zunächst heraus, daß das primäre Mesoderm stets aus einer und derselben Zelle, d. i. aus der hinteren linken, ausnahmsweise rechten (bei der »reversal cleavage«) Makromere $3D$ entspringt, daß diese Zelle öfters schon am Stadium von vier Blastomeren sich durch ihre Größe und öfters durch ihr Verhalten von den drei übrigen unterscheidet[1].

Diese Stammzelle des Mesoderms differenziert sich ferner ganz allgemein in einen entodermalen Descendenten $4D$, welcher ohne Rücksicht auf seine Größe als Makromere bezeichnet wird und in einen mesodermalen $4d$ (M), welcher gewöhnlich Urmesoderm genannt wird. Es treten bei dieser Teilung zwei Modifikationen auf: entweder ist $4d > 4D$, was bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Formen der Fall ist, oder $4d < 4D$, wie bei *Fulgur*, *Bythinia*, *Neritina*, *Ilyanassa*, *Crepidula*, *Siphonaria* und *Aplysia* (FUJITA '04) unter den Mollusken, und bei *Nereis limbata*, *Capitella capitata*, *Podarke obscura* und *Thalassema* unter den Anneliden. Ob der Größenunterschied zwischen den beiden Teilprodukten ausschließlich von der Quantität des Dotters abhängig ist, läßt sich vorläufig nicht ent-

[1] Der Zeitpunkt, an dem die Differenzierung des primären Mesoderms beginnt, ist recht verschieden, er schwankt zwischen 28 und 50 Zellen, ausnahmsweise beginnt dieselbe bei 89 Zellen (*Trochus*) oder bei 113 (*Ischnochiton*).

scheiden, da z. B. bei *Umbrella*, *Aplysia* usw. $4d > 4D$, trotzdem das Ei dieser Formen dotterreich ist. Es mögen hier also doch außer dem Dotter noch andre Faktoren den Teilungsmodus beeinflussen.

Nach ihrer Abtrennung macht die Urmesodermzelle ganz allgemein eine äquale Bilateralteilung durch; die Schwesterzellen (M_1) $4d^1$ und (M_2) $4d^2$ führen in den meisten Fällen noch fremde Bestandteile, welche sei es schon bei der nächsten, sei es erst bei den folgenden Teilungen gänzlich abgesondert werden. Mit Rücksicht auf diesen Umstand pflegt die Bezeichnung des paarigen Urmesoderms, sowie seiner späteren Derivate eine sehr verschiedene zu sein[1].

Auf die Bilateralteilung, die in einzelnen Fällen einen spiraligen Charakter haben kann, *Trochus* (Robert), *Crepidula* (Conklin), folgt fast allgemein eine inäquale, ausnahmsweise eine subäquale Teilung (*Clymenella*, *Crepidula*). Die Abgabe der Tochterzellen $4d^{11}$ und $4d^{21}$ (m_1, e_1, E) erfolgt entweder in der Richtung nach vorn und oben, gegen das Centrum des Keimes oder nach vorn und unten oder aber nach hinten und unten gegen die Blastoporuslippen zu, welcher Gegensatz in der Teilungsrichtung nach der Ansicht einiger Autoren von der Lage der in Teilung begriffenen Zellen abhängen soll. Die kleinen, beziehungsweise gleich großen Tochterzellen sollen nämlich dann nach vorn abgegeben werden, wenn die Teilung in der Furchungshöhle stattfindet, sonst nach hinten und unten, beziehungsweise nach vorn und unten, wie es bei *Physa* der Fall ist.

Auch diese inäquale Teilung erfolgt ausnahmsweise nach dem Spiraltypus (*Dreissensia*). Bei *Physa* könnte man sie der Lage der Teilspindeln nach gleichfalls als spiralig auffassen, wir beurteilen aber den Teilungsmodus nicht nach der Lage der Spindel, sondern nach der definitiven Lage der Teilprodukte.

Es mag schon an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß die ersten Teilprodukte des paarigen Mesoderms, ihrer verschiedenen Größe, Lage und Prospektivität halber zu verschiedenen Kontroversen Anlaß gegeben haben, worauf schon ihre verschiedene Signifizierung hinweist.

Der weitere Sonderungsprozeß des Urmesoderms verläuft nicht mehr in derselben typischen Weise, wie in den Anfangsphasen, es

[1] Es werden nämlich die beiden Urmesodermzellen selbst bald mit M, bald mit M_1, M_2, bald mit ME, und ihre ersten kleinen Tochterzellen mit e, em, E oder m, m_1 usw. bezeichnet, je nachdem die letzteren zur Ausbildung der entodermalen oder mesenchymatischen Organe beitragen.

lassen sich somit nur in beschränkten Formenkreisen noch einige gemeinschaftliche Züge aufweisen. Für mehrere Gasteropoden können wir noch eine äquale oder subäquale Teilung des Urmesoderms als Regel betrachten. Es treten aber auch in dieser Gruppe öfters schon bei den nächsten Teilungen bedeutende Differenzen auf, deren Beurteilung der Umstand erschwert, daß die weitere Descendenz nur in seltenen Fällen mit gewünschter Sorgfalt beobachtet wurde, und meistenteils über die Endschicksale einzelner Elemente der Keimstreifen nur unzulängliche oder keine Angaben vorliegen, so daß eine bis ins einzelne gehende Homologisierung sich vorwiegend auf Vermutungen stützen kann. Wir wollen dessenungeachtet einige Beispiele zum Vergleiche herausgreifen, um an denselben zu zeigen, inwieweit sich sichere Homologieschlüsse ziehen lassen.

Den Verhältnissen bei *Physa*, welche wir unserm Vergleich zugrunde legen, stehen wohl am nächsten diejenigen bei *Planorbis* (Rabl, '79). Wenn auch die diesbezüglichen Beobachtungen Rabls nicht ganz vollständig sind, so können wir doch sowohl aus seinen im allgemeinen trefflichen Figuren, als auch aus seinen Angaben über das Endschicksal einzelner Teile der Mesodermstreifen, insbesondere aber aus der Konfiguration der letzteren schließen, daß die Entwicklung des Urmesoderms bei beiden Formen vollkommen übereinstimmend verläuft. Die Unterschiede in der Ausbildung der Mesodermstreifen betreffen in erster Linie die Mikromeren, deren Rabl bloß drei Paare erwähnt und alle drei von den medianen Makromeren ableitet. Es ergibt sich aber aus dessen Figuren 18*A* und 18*B*, daß die mit m_1 und m_2 bezeichneten Mikromeren nicht den medianen, sondern den seitlichen (vorderen) Makromeren angehören, ferner daß er das erste, unserm m_1 entsprechende Paar übersehen hat. Daß letzteres bei *Planorbis* ebenfalls gebildet wird, folgt aus einer Arbeit Rabls: »Über den pedicle of invagination« usw. ('80), in welcher, wie dies beim Darmkanal näher erörtert wird, ein solider Strang in unmittelbarer Nähe der medianen Makromeren beschrieben wird, der zweifellos aus den Descendenten von $m_1\, m_1$ (*e* und *E* andrer Autoren) entsteht.

Die Makromeren des primären Mesoderms sind bei *Physa* und *Planorbis* sowohl ihrer Zahl und Lage als auch ihrer Prospektivität nach ganz sicher homolog. Es werden nämlich die vier vorderen bei beiden Formen zum Aufbau der Urnieren verwendet, während die zwei hinteren zum Aufbau der bleibenden Nieren, des Herzens und des Pericards verwendet werden.

Bedeutend schwieriger gestaltet sich der Vergleich mit *Planorbis trivolvis* (Holmes, '00), wenngleich die Zelldescendenz bei dieser Form eingehender studiert wurde. Die Anfangsstadien sind zweifellos mit denjenigen bei *Physa* identisch, es treten aber später Differenzen auf, über welche wir kein begründetes Urteil abgeben können, da Holmes' Darstellung sich bloß auf zwei Figuren (49 und 50) stützt, in denen die fraglichen Punkte gerade unberücksichtigt geblieben sind. Da ferner über die Endschicksale einzelner Bestandteile des Mesoderms von *Pl. trivolvis* gar keine Angaben vorliegen, so fehlen eigentlich für die Homologisierung die Hauptgrundlagen. Wir können nur, gestützt auf die Äußerung Holmes', daß die Entwicklung des Mesoderms bei den beiden *Planorbis*-Arten, d. i. *trivolvis* (Holmes) und *marginatus* (Rabl), in derselben Weise vor sich geht, sowie auf die Übereinstimmung des ganzen Furchungsprozesses bei *Planorbis trivolvis* und *Physa*, wohl mit einigem Recht folgern, daß die Entwicklung des Urmesoderms bei allen drei Formen in ganz übereinstimmender Weise verläuft und daß allem Anscheine nach die fertigen Mesodermstreifen vollkommen homolog sind.

Bei weitem festere Anhaltspunkte für einen eingehenden Vergleich finden wir in der *Umbrella*-Arbeit Heymons ('93). Die fertigen Mesodermstreifen bieten bei *Umbrella* ein ganz analoges Bild mit demjenigen bei *Physa*. Ihre Ausbildung verläuft aber in etwas verschiedener Weise. Zunächst wird das erste Mikromerenpaar *m* bei *Umbrella* nach vorn und oben gegen die Furchungshöhle zu abgeschnürt, dagegen bei *Physa* nach vorn und unten. Dieser Unterschied ist aber nebensächlich, da er sich bei *Physa* auf späteren Stadien durch Umlagerung ausgleicht. Wichtiger wäre der Umstand, daß die dritte Teilung (in Makromeren) eine entgegengesetzte ist; da aber bei *Umbrella* die vorderen Makromeren später nach rückwärts und die hinteren seitwärts zu liegen kommen, so wird damit die völlige Übereinstimmung mit *Physa* hergestellt. In der Abschnürung der nächsten zwei Mikromerenpaare herrscht wieder bis auf die Größe und die entgegengesetzte Teilungsrichtung eine volle Übereinstimmung. Die Teilung von $M_1 M_1$, welche derjenigen unserer äußeren Makromeren entspricht, ist bei beiden Formen inäqual und haben die kleineren Schwesterzellen genau dieselbe Lage, so daß wir die Zellen m^{11}, m^{11} den Zellen m_3 bei *Physa* gleichsetzen können. Ähnliche analoge Erscheinungen finden wir auch in der weiteren Sonderung des Mesoderms bei beiden Formen. Die Aufeinanderfolge und die Richtung der Teilungen bietet zwar einige auffallende

Differenzen, welche wir aber aus dem Grunde für nebensächlich halten, weil wir es aus eigner Erfahrung wissen und Heymons ebenfalls gesteht, daß eine strikte Bestimmung der Aufeinanderfolge der Teilungen an vorgerückten Stadien ungemein erschwert ist, so daß Verwechslungen sehr leicht unterlaufen können.

Die Hauptmomente, auf welche sich unsre Homologieschlüsse stützen, beruhen auf der Vergleichung der fertigen Keimstreifen, deren Gliederung bei beiden Formen auffallende Übereinstimmung zeigt, ferner auf dem Umstande, daß die Differenzierung des Mesoderms derselben unter Abgabe von vielen Mikromeren vor sich geht, die in Überzahl den mittleren Makromeren angehören, schließlich auf dem Verhalten des ersten Paares derselben *m* (m_1), welches bei beiden Formen zwischen die auseinanderweichenden medianen Makromeren zu liegen kommt und allem Anscheine nach bei *Umbrella* in derselben Beziehung zum Enddarm steht, wie bei *Physa*.

Wir kommen auf den letzteren Punkt bei Besprechung der Entwicklung des Enddarmes eingehend zurück, hier mag nur bemerkt werden, daß das Mesoderm von *Umbrella* allem Anscheine nach ebenfalls entodermale Elemente enthält und somit auch in dieser Beziehung demjenigen von *Physa* homolog ist.

Nachdem wir die Entwicklung des Mesoderms bei drei Pulmonaten und einem Opisthobranchier vergleichend betrachtet und die unsichere Grundlage für Homologieschlüsse kennen gelernt haben, wenden wir uns zu andern Gruppen.

Unter den Prosobranchiern ist neulich die Zelldescendenz bei zwei Repräsentanten eingehend untersucht worden: bei *Trochus* von Robert und bei *Crepidula* von Conklin. Über die Befunde bei der ersteren Form können wir uns ganz kurz fassen, da Robert nur die ersten Entwicklungsphasen mit der gewünschten Sorgfalt verfolgt hat, über die späteren aber nur mutmaßliche Angaben macht, welche um so weniger zum Vergleich herangezogen werden können, als jegliche Beobachtungen über das Endschicksal einzelner Elemente fehlen. Gestützt auf die von Robert sichergestellten Tatsachen, können wir wohl annehmen, daß die Anfangsphasen der Entwicklung des Mesoderms bei *Trochus* nach der allgemein gültigen Norm verlaufen. Über die Mikromeren gibt weder der Text noch die Abbildungen einen näheren Aufschluß, wir erfahren nur, daß im ganzen zehn derselben gebildet werden, welche, aus der Textfigur 21 zu schließen, den medianen Makromeren entstammen möchten, wiewohl der Verfasser selbst ein Paar derselben von den äußeren Makromeren ableitet.

Sollte die Vermutung Roberts, daß sich die äußeren, bzw. oberen Makromeren äqual teilen, begründet sein, alsdann würde in der späteren Entwicklung der Mesodermstreifen noch ein gemeinschaftlicher Zug vorkommen.

Nach dessen Dafürhalten dürfte die Ausbildung des Mesoderms bei *Trochus* noch am ehesten mit derjenigen bei *Umbrella* in Parallele gebracht werden können. Angesichts der oben angedeuteten Mängel in seinen Beobachtungen läßt sich wohl kaum etwas für oder dagegen vorbringen. Die Schwierigkeiten, welche sich der Homologisierung entgegenstellen, hat Robert selbst eingesehen, sie betreffen die entgegengesetzte Lage der kleineren Derivate von $4d^{12}$ und $4d^{22}$ bei *Umbrella*, jedoch sind gerade diese Differenzen nach unsern obigen Ausführungen nebensächlich.

Angenommen, daß sonst die Beziehungen zwischen dem Mesoderm von *Trochus* und von *Umbrella* sehr nahe sind, wie dies Robert vermutet, dürften dieselben auch zwischen dem Mesoderm von *Physa* und *Trochus* bestehen, was wir für sehr wahrscheinlich erachten zu können glauben, nachdem es sich aus unserm Vergleich ergeben hat, daß sie zwischen der ersteren Art und *Umbrella* tatsächlich bestehen[1].

Die Sonderung des Mesoderms bei *Crepidula*, dem zweiten Repräsentanten der Prosobranchier, wurde bekanntlich von Conklin in einer so vorzüglichen Weise beobachtet und so klar in Wort und Bild dargestellt, daß jedwede Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen ausgeschlossen sind.

Wir entnehmen der Darstellung dieses Forschers das wichtige Zugeständnis, daß die Differenzierung des Mesoderms bei *Crepidula* so sehr von der allgemein gültigen Norm abweicht, daß man sie als ein Unicum im Molluskenkreise betrachten möchte. Die auffallendsten Eigentümlichkeiten beständen im folgenden: zunächst ist die Teilung der regelrecht gebildeten Urmesodermzellen $4d^1$ und $4d^2$ äqual, statt inäqual; die nach hinten abgeschnürten Tochterzellen E^1 und E^2 sind die »primären Enteroblasten« Conklins. Die darauf folgende inäquale Teilung der Mutterzellen führt zur Sonderung der »primären

[1] In seiner Nachuntersuchung ('04) gibt Robert eine mehr erschöpfende Übersicht der Entwicklung von $4d$, welche unsre Vermutungen zum Teil bestätigt. Der Differenzierungsprozeß verläuft bei *Trochus* im allgemeinen in derselben Weise wie bei *Physa*. Die äußeren Makromeren erzeugen aber bei dem ersteren vor ihrer äqualen Teilung nur ein Mikromerenpaar (e) statt zwei; das letztere entspricht unserm m_3.

Mesoblasten« (m_1 m_2), es folgt nun eine abermals äquale Teilung, bei welcher das zweite Paar von Enteroblasten e^1 und e^2 die »sekundären Enteroblasten« abgesondert werden, deren Mutterzellen nunmehr reine Teloblasten des Mesoderms bilden. Das Ungewöhnliche in diesem Differenzierungsmodus liegt eigentlich hauptsächlich darin, daß die primären Enteroblasten eine bedeutende Größe haben, ferner, daß die sekundären Enteroblasten erst nach der Ausbildung der primären Mesoblasten abgesondert werden, kurz gefaßt, es erfolgt die Sonderung fremder Bestandteile nicht gleich bei der zweiten Teilung, sondern erst bei der vierten, welcher Befund zwar sehr überraschend ist, jedoch nicht isoliert dasteht, da die späte Sonderung fremder Bestandteile auch bei andern Formen vorkommt.

Conklin sucht die Verhältnisse bei *Crepidula* mit denen bei *Umbrella* (Heymons) in Einklang zu bringen, wobei er sich gezwungen sieht anzunehmen, daß bei der letzteren Form die Teilungsordnung umgekehrt ist, indem zunächst zwei Mikromeren nach vorn abgegeben werden und erst darauf eine äquale Teilung der Mutterzellen folgt, während bei *Crepidula* gerade das Gegenteil stattfindet.

Gegen diese Auffassung Conklins erklärt sich Robert ('03), indem er annimmt, daß die primären Enteroblasten von *Crepidula*, trotz ihrer ungewöhnlichen Größe und rückwärtigen Lage, dennoch dem ersten Mikromerenpaare bei *Trochus* und allen denjenigen Formen entsprechen dürften, bei denen die analogen Teilprodukte ebenfalls nach hinten abgeschnürt werden. Die Größe der Enteroblasten dürfte an und für sich ihrer Homologisierung mit den Zellen *m* andrer Formen keine Schwierigkeiten bereiten, da dieselbe bekanntlich sehr verschieden sein kann, die Lage ist dabei insofern nicht maßgebend, als sie an späteren Stadien sich ändern kann. Wir sind somit besonders nach unsern Beobachtungen an *Physa* mit Robert darüber einig, daß die Enteroblasten von *Crepidula* dem ersten Mikromerenpaare (*m*) von *Physa*, *Trochus* usw. homolog sein dürften. Ob aber die primären Mesoblasten derselben Form, d. i. m_1 und m_2 den Zellen $4d^{1211}$ und $4d^{2211}$, desgleichen die sekundären Enteroblasten e_1 und e_2 den Zellen $4d^{22211}$ und $4d^{12211}$ andrer Gasteropoden homolog sind, wie es Robert annimmt, dies ist nicht ohne weiteres einleuchtend, denn es werden für diese Vermutung keine Gründe angeführt. Conklin vergleicht eine Gruppe von 4—6 Zellen, welche bei *Umbrella* zwischen den Teloblasten des Mesoderms liegen und wahrscheinlich das Mesoderm des Enddarmes liefern, mit seinen Enteroblasten. Es würden den letzteren auch ähnlich gelegene Zellen zwischen den Teloblasten

des Mesoderm bei *Neritina*, *Nereis* und *Unio*, und nach unserm Dafürhalten auch diejenigen bei *Physa* entsprechen. Die Rolle dieser Zellen scheint nach den vorliegenden Angaben recht verschieden zu sein, da sie einmal das Epithel des Enddarmes, ein andres Mal dessen mesodermale Umhüllung liefern sollen. Allenfalls scheint die Zahl derjenigen Fälle, wo das Mesoderm entodermale Elemente absondert, bedeutend größer zu sein, als man nach den bisherigen Beobachtungen erwarten möchte. *Crepidula* beansprucht insofern eine Sonderstellung, als bei ihr mehr als die Hälfte der ganzen Mesodermanlage zur Bildung des Enddarmes verwendet wird. Außer bei *Crepidula* und *Physa* (*fontinalis* et *hypnorum*) wurden enteroblastische Elemente noch bei *Aplysia* (Carazzi, '00) sicher nachgewiesen[1]. Es sind dies die Derivate der Teloblasten $4d^{121}$ und $4d^{222}$, welche nach hinten abgeschnürt werden und dem dritten Mikromerenpaar bei *Physa* entsprechen. Carazzi bezeichnet sie mit e, $\acute{e}$ und homologisiert sie mit den von ganz andern Mutterzellen erzeugten Mikromeren m^1, m^2 bei *Umbrella* (Heymons).

Aus unsern vergleichenden Betrachtungen über das Mesoderm bei den Repräsentanten der Hauptgruppen der Gasteropoden ergibt sich, daß zurzeit für eine strenge Homologisierung öfters die wichtigsten Anhaltspunkte fehlen, weshalb sie sich nur auf einer schwankenden Basis bewegen und auf eine sehr geringe Zahl von Species beschränken muß.

Indem wir jetzt zu den Lamellibranchiaten übergehen, lassen wir die älteren Angaben über die Mesodermentwicklung bei dieser Gruppe unberücksichtigt und beschränken uns bloß auf zwei Formen, namentlich *Unio* (Lillie, '95) und *Dreissensia* (Meisenheimer, '01). Bei beiden werden von den bilateral geteilten Urmesodermzellen zunächst kleine Elemente nach hinten, gegen den Blastoporus zu, abgegeben, welche wohl den Zellen m ($4d^{11}$ und $4d^{21}$) bei den Gasteropoden entsprechen. Auf diese inäquale Teilung folgt bei *Unio* abermals eine inäquale, es wird ein zweites Mikromerenpaar gebildet, während bei *Dreissensia* mehrere »Bilateralteilungen« statt-

[1] Nachdem dieser Aufsatz abgefaßt worden war, erhielt ich die Arbeit Casteels '04 über *Fiona*, aus der ich entnehme, daß die Sonderung des Mesoderms bei dieser Form in überraschend übereinstimmender Weise mit *Physa* verläuft, wobei ebenfalls Enteroblasten E^1, E^2 gebildet werden. Diese Tatsache ist um so mehr bedeutungsvoll, als *Fiona* ein Opisthobranchier und *Physa* ein Pulmonat ist. Bezüglich der Homologie des Mesoderms bei *Crepidula*, *Umbrella*, *Trochus*, bzw. *Physa* und *Fiona* stimmen die Auseinandersetzungen Casteels mit den unsrigen der Hauptsache nach überein.

finden, durch welche das nunmehr reine Mesoderm in gleiche Komponenten zerlegt wird. Das Schicksal der Zellen *m* ist bei beiden Formen ganz verschieden, denn während sie bei *Unio* mesenchymatische Elemente liefern, schieben sie sich bei *Dreissensia* mitten zwischen die Entodermzellen und gehen in denselben auf. MEISENHEIMER scheint sie auf Grund der analogen Verhältnisse bei *Cyclas* (STAUFFACHER) als entodermal zu betrachten, sie müßten aber eigentlich als rudimentär betrachtet werden.

Nach dem obigen finden wir somit bei den Lamellibranchiaten dasselbe Verhalten, wie bei vielen Gasteropoden, daß nämlich die Urmesodermzelle ursprünglich fremde Elemente enthält, welche durch eine inäquale Teilung frühzeitig abgesondert werden. Das Vergleichsmaterial ist aber für weitgehende Vergleiche noch sehr unzulänglich.

Bei den Anneliden kommt die bilaterale Teilung von 4*d* und eine unmittelbar auf dieselbe folgende Erzeugung von Mikromeren fast allgemein vor. Denn nur bei *Polymnia* soll das erste Mikromerenpaar gar nicht zur Ausbildung gelangen und bei *Capitella*, wo bekanntlich die Sonderung des Mesoderms in höchst eigentümlicher Weise vor sich geht, werden die entsprechenden Zellen zu sog. »Pädoblasten«.

Im allgemeinen weist der Bildungsmodus und das Verhalten der ersten Abkömmlinge des paarigen Urmesoderms bei den Anneliden starke Variationen auf. Einmal sind sie nämlich so groß, wie die Mutterzellen (*Clymenella*), ein andres Mal rudimentär (*Aricia, Spio, Amphitrite*), bald weisen sie einen mesenchymatischen, bald entodermalen Charakter auf.

Entodermale Bestandteile des Urmesoderm werden bei den Anneliden ebenso wie bei den Mollusken entweder unmittelbar nach der ersten Bilateralteilung abgeschnürt (*Thalassema* [TORREY]), oder erst bedeutend später (*Podarke, Nereis*). Leider beschränkt sich die Zahl der bisher genauer beobachteten Fälle, in denen sog. »Enteroblasten« erzeugt werden, auf die soeben angeführten drei Species. Überhaupt läßt die Erforschung der Descendenz des Mesoderms bei den Anneliden noch viel zu wünschen übrig, und deshalb ist nicht zu verwundern, wenn über die Homologie einzelner Derivate des Urmesoderms, sowie über ihre Beziehung zu analogen Zellen bei den Mollusken widersprechende Ansichten geäußert werden.

Wir halten die Diskussion über diese Punkte so lange für unfruchtbar, bis über die Descendenz des Mesoderms bei Anneliden,

sowie über die Endschicksale seiner einzelnen Derivate erschöpfende und zuverlässige Daten gewonnen werden.

Auf Grund der vorliegenden Tatsachen läßt sich nur so viel mit Sicherheit feststellen, daß die Entwicklung des primären Mesoderms bei Anneliden und Mollusken nur in den Anfangsphasen vollkommen übereinstimmend verläuft.

Unter den Derivaten des Urmesoderms beanspruchen das meiste Interesse die sog. »Enteroblasten«, weshalb wir denselben noch einige Bemerkungen widmen wollen.

Nach den bisherigen Beobachtungen sind »Enteroblasten« bei folgenden Formen sicher nachgewiesen worden: bei *Nereis*, *Podarke*, *Thalassema* unter den Anneliden, bei *Crepidula* (Conklin), *Fione* (Casteel), *Physa fontinalis* und *Ph. hypnorum* (Wierzejski), *Aplysia* (Carazzi) unter den Mollusken. Zu diesen fünf Formen dürften unsern obigen Auseinandersetzungen entsprechend auch zwei *Planorbis*-Arten sowie *Umbrella* hinzugezählt werden.

Zweifelhaft wäre das Vorkommen von Enteroblasten bei *Cyclas*, *Patella*, *Serpulorbis* und *Aricia*. Bei *Dreissensia* ist, wie bereits oben bemerkt wurde, nach den Angaben Meisenheimers schwer zu entscheiden, ob die den Enteroblasten andrer Mollusken analogen Elemente entodermal oder aber rudimentär sind. Sie sollen schließlich im Mesoderm von *Amphitrite*, *Arenicola*, *Unio*, *Limax* gänzlich fehlen. Aus dieser Zusammenstellung ist zu entnehmen, daß die Mesodermanlage, besonders bei den Gasteropoden, recht häufig entodermale Elemente enthält. Bezüglich derjenigen Formen, bei denen weder Enteroblasten noch analoge Derivate des Mesoderms beobachtet wurden, wäre eine Nachuntersuchung sehr wünschenswert.

Bekanntlich faßt Wilson ('98) die Enteroblasten und ihre Homologa in phylogenetischem Sinne als Derivate des Archenterons auf, welches seiner Ansicht nach bei der Ahnenform die ausschließliche Bildungsstätte des Mesoderms gewesen war, während das vierte Quartett rein entoblastisches Material lieferte. Dementsprechend nimmt ferner dieser Forscher an, daß erst in einer späteren phylogenetischen Entwicklungsphase allmählich die Bildungsstätte des Mesoderms in die hintere Makromere *D* verlegt wurde. Sie mußte somit ursprünglich gemischte Elemente enthalten, deren sie sich erst im Laufe der Zeiten nach und nach zu entledigen und in eine reine Mesodermanlage zu verwandeln bestrebt ist. Diese Tendenz offenbart sich nach Wilson darin, daß wir bei den heutigen Anneliden und Mollusken eine stufen-

weise Eliminierung des entoblastischen Materials aus 4*d* feststellen können, indem z. B. bei *Crepidula* noch mehr als die Hälfte der ganzen Mesodermanlage entoblastisch ist, während bei *Aricia* und *Spio* nur noch unbedeutende Rudimente der Enteroblasten sich erhalten haben, dagegen bei *Unio*, *Limax* usw. 4*d* schon rein mesoblastisch geworden ist.

Wir hätten demnach nach Wilson in dem gegenwärtigen Entwicklungsmodus des Mesoderms nicht nur »the persistence of vestigial processes in the formation of the germ layers«, sondern auch »the persistence of vestigial cells« (scil. rudimentäre Enteroblasten) zu erblicken.

Die Hypothese Wilsons ist seit ihrer Veröffentlichung bereits öfters besprochen worden und hat beiläufig ebensoviele Anhänger wie Gegner gewonnen. Zu den letzteren gehören Child ('00), Mead ('97) und Torey ('03).

Der erstere sieht in der Tatsache, daß die rein entodermale Blastomere *D* sich bei den Polycladen gelegentlich bilateral teilt und daß dieselbe bei einigen Mollusken und Anneliden entodermale Elemente mitführt, keine hinreichende Stütze für die Annahme Wilsons, daß das Urmesoderm bei diesen beiden Gruppen dem Archenteron entstammt. Denn die verschiedene Verwendung der kleinen Descendenten der paarigen Mesoblasten hängt seiner Auffassung nach lediglich von dem Umstande ab, ob sie an der Keimoberfläche oder aber in der Furchungshöhle abgeschnürt werden. Wir hätten hier somit eher mit einer cänogenetischen Erscheinung zu tun, welche neben vielem andern den Beweis liefert, daß anscheinend homologe Zellen zu verschiedenen Zwecken verwendet werden können, je nachdem es die Bedürfnisse des Ganzen erheischen.

Mead weist darauf hin, daß die bilaterale Teilung von *D* bei *Discocoelis* (Lang) allem Anscheine nach ebenso zur Ausbildung der paarigen Mesodermanlage führt, wie im Mollusken- und Annelidenkreise; es wäre somit erwünscht vorerst genauere Beobachtungen über diesen Punkt anzustellen bevor man die Bilateralteilung dieser hinteren Makromere als eine Stütze für phylogenetische Spekulationen ausnutzt.

Betreffend die kleinen Descendenten von 4*d*, welche eine so variable Größe und Verwendung zeigen, läßt sich nach diesem Autor nur so viel vermuten, daß sie die Anlagen gewisser variabler oder rudimentärer Bildungen sind. Im übrigen können wir den

besonderen Teilungsmodus des paarigen Urmesoderms so lange nicht verstehen bis uns die Endschicksale der kleinen Teilprodukte genauer bekannt sein werden.

Auf diesen Punkt legt auch Torrey ein großes Gewicht, indem er hervorhebt, daß wir eigentlich einzelne Derivate des Urmesoderms lediglich mit Rücksicht auf ihre Lage mesodermal nennen, ohne ihre eigentliche Rolle zu kennen. Seiner Ansicht nach müssen wir uns vorläufig vor jedem Urteil über ihre Bedeutung enthalten sobald wir nicht wissen von was für Faktoren die Differenzierung abhängig ist. Es soll dazu bemerkt werden, daß derselbe Autor an einer andern Stelle in der Deutung der kleinen Zellen ganz auf dem Standpunkte Wilsons steht.

Schließlich muß noch hervorgehoben werden, daß Garbowski ('03) in einer erschöpfenden, kritischen Besprechung der neueren Mesodermtheorien die Hypothese Wilsons einfach als »verwirrend« zurückweist.

Die Unzulänglichkeit der Beweisgründe Wilsons äußert sich nicht so sehr im Mangel ganz zuverlässiger Angaben über das Endschicksal der den Enteroblasten analogen Zellen, sondern vielmehr im Mangel genauer Beobachtungen über das Verhalten der Entomere *D* bei den Polycladen, welches den Ausgangspunkt der Hypothese bildet. Denn sollte es sich herausstellen, daß diese rein entodermale Makromere ebenfalls mesodermale Elemente liefert, wie dies Mead für wahrscheinlich hält, alsdann wäre der Archenteron-Hypothese völlig der Boden entzogen.

Die zweite Hauptstütze derselben, d. i. die zuweilen vorkommende Verwendung der ersten Derivate des paarigen Urmesoderms zum Aufbau der hinteren Archenteronwand, hat auch eine schwache Seite. Denn es gibt Formen (*Physa*, *Fiona*, vielleicht *Planorbis* und *Umbrella*), bei denen die Enteroblasten den Enddarm konstituieren, welcher nicht mehr als ein rein entodermales Organ gelten kann, sobald er z. B. nach Meisenheimer bei *Limax* und *Dreissensia* aus dem Ectoderm entspringt. Wenn es also erwiesen wäre, daß das Verhalten bei diesen Formen ein ursprünglicheres ist, so müßten wir die an der Bildung des Enddarmes sich beteiligenden Derivate des Mesoderms ihren Endschicksalen entsprechend als ectodermal bezeichnen und könnten den Ursprung des Mesoderms mit gleichem Rechte ins Ectoderm verlegen.

Zu ähnlichen Schlüssen konnten auch die Schicksale der kleinen Derivate des sekundären Mesoderms Anlaß geben, welche bei *Physa*

in die Zusammensetzung des ectodermalen Vorderdarmes eingehen. Für Autoren, welche unser sekundäres Mesoderm als das phyletisch ältere betrachten, würden die Endschicksale seiner kleinen Derivate, den Beweis liefern, daß die ursprüngliche Bildungsstätte des Mesoderms im Ectoderm zu suchen ist.

Wir ersehen aus diesen zwei Beispielen, daß die Endschicksale der Derivate beider Mesoblastanlagen uns bei Ableitung des Mesoderms aus den beiden primären Keimblättern zu keiner einheitlichen Auffassung führen können. Angesichts dessen, daß die Prospektivität der Blastomeren wechseln kann, daß sie also als etwas Zufälliges betrachtet werden muß, können wir dieselbe als Stütze für unsre phylogenetischen Spekulationen nicht ausnützen.

Hiermit schließen wir die Diskussion über die Hypothese Wilsons ab und behalten uns die Entwicklung unsrer Ansicht über die Bedeutung der kleinen Derivate der beiden Mesodermanlagen für den nächstfolgenden Abschnitt vor.

Es erübrigt uns noch einige Worte den Bezeichnungen »primäres« und »sekundäres« Mesoderm zu widmen, deren wir uns bei unsrer Darstellung fortwährend bedient haben. Es wurde bereits bei Besprechung des sekundären Mesoderms hervorgehoben, daß wir diese Bezeichnungen nicht etwa im phyletischen Sinne gebrauchen, sondern um die beiden Anlagen irgendwie auseinander halten zu können.

Die Erforschung der Endschicksale der fertigen Mesodermstreifen hat uns nämlich die Überzeugung aufgedrungen, daß zwischen denselben trotz ihres verschiedenen Ursprungs und ihrer ganz unabhängigen Entwicklung kein Gegensatz besteht, denn es wurde bereits bei Besprechung des sekundären Mesoderms gezeigt, daß aus beiden in gleicher Weise sowohl larvale als auch definitive Organe hervorgehen können. Beide beginnen ihre Sonderung beinahe gleichzeitig bereits am Stadium von 28 Zellen, vollziehen dieselbe in auffallend ähnlicher Weise, beide entwickeln sich nebeneinander, durchdringen sich gegenseitig und gehen beim Aufbau der Organe vielfach ineinander über.

Wir können also auf Grund unsrer Erfahrungen bei *Physa* die Ansicht Treadwells', daß »no hard and fast distinction can be mad between the two forms of Mesoblast«, im vollen Maße bestätigen.

Diese Ansicht wurde auch von Garbowski ('03) bei dessen Ausführungen über die Beziehung zwischen dem Mesenchym und dem epithelialen Mesoderm (für welche ebenfalls die Bezeichnung primär und sekundär eingeführt wurde) in eingehender Weise begründet.

Der Umstand, daß das sekundäre Mesoderm aus der Ectodermgeneration, wogegen das primäre aus dem Entoderm seinen Ursprung nimmt, fällt hier gar nicht in die Wagschale, nachdem es sich aus mehreren organogenetischen Befunden herausgestellt hat, daß die erstere potentialiter alle Keimblätter in sich enthält.

Schließlich wollen wir nicht unerwähnt lassen, daß Robert nach seinen erneuerten Untersuchungen des sekundären Mesoderms bei *Trochus* ('05) die verhältnismäßig sehr späte Entwicklung desselben als einen Beweis für seine sekundäre Natur anführt. Dem gegenüber sind die oben erwähnten Befunde bei *Physa* zu betonen, welche beweisen, daß beide Anlagen fast gleichzeitig zur Sonderung gelangen.

Auch der radiale Ursprung des Ectomesoblasten kann nur so lange als Beweis seiner primitiven Natur gelten, so lange wir daran festhalten, daß bei den Polycladen das ganze Mesoderm ausschließlich aus dem Ectoderm seinen Ursprung nimmt. Wird es sich aber herausstellen, daß bei diesen Würmern ein Teil des Mesoderms aus dem Entoderm (aus $3D$) seinen Ursprung nehmen kann, alsdann fällt die Hauptstütze der Theorie weg.

Von unserm Standpunkte aus halten wir auch die Diskussion über die phyletische Beziehung zwischen den beiden Mesodermanlagen zum mindesten so lange für unfruchtbar, bis wir über das Verhältnis derselben zu den Organen ganz zuverlässige Aufschlüsse gewonnen haben werden und so lange wir nicht über den Begriff des mittleren Keimblattes zu einer einheitlicheren Auffassung gelangt sind.

In der neueren Litteratur fehlt es nicht an Bemühungen einerseits die Unhaltbarkeit dieses Begriffes zu beweisen (Garbowski, Morph. Stud.), anderseits denselben auf einfache Organanlagen zurückzuführen, wie dies Meisenheimer in seiner *Dreissensia*-Arbeit versucht.

Dieser Autor weist nämlich auf die überraschende Übereinstimmung in der Entwicklung der beiden Somatoblasten (X[1] u. $4d$, M) hin und leitet aus derselben folgenden Schluß ab: »Die Sonderung des zweiten Somatoblasten, d. h. also der ‚Urmesodermzellen', steht demnach in ihrer Eigenart durchaus nicht ohne Parallele in andern Zellkomplexen da, nichts berechtigt dazu sie als ein besonderes Keimblatt den übrigen Furchungszellen entgegen zu setzen. Beide

[1] Aus diesem gehen die Schalendrüse und der Fuß hervor.

Somatoblasten sind Organanlagen, beide bergen in sich nach ihrer völligen Sonderung ganz bestimmte Organkomplexe, die sie nun zur Entfaltung bringen« usw. (S. 33) und weiter heißt es (S. 119): »An Stelle der Keimblätter haben wir also eine Reihe von Organanlagen gesetzt, Primitivanlagen, wie man sie auch genannt hat«. . . . . »Beide Begriffe können morphologisch und physiologisch hier und da mit dem zusammenfallen, was man bis jetzt als das eine oder das andre Keimblatt bezeichnet, brauchen es aber nicht zu tun.«

Dieser Standpunkt ist gewiß ganz richtig und seine Konsequenzen dürften für das Verständnis der Entwicklungsvorgänge viel fruchtbringender sein, als das gewaltsame Einzwängen der Organanlagen in die Kategorien der Keimblätter.

16. Rudimentäre Zellen.

Unter dieser Bezeichnung werden in der Embryologie der Anneliden und Mollusken gewisse Produkte stark inäqualer Furchungen angeführt, welche sich im allgemeinen durch eine sehr geringe Größe und den Chromatinreichtum ihrer Kerne auszeichnen und sich entweder während der ganzen Furchungsperiode ganz passiv verhalten oder aber schon frühzeitig spurlos zugrunde gehen. Leider wurden ihre Endschicksale nur in den allerseltensten Fällen exakt verfolgt, während die meisten Angaben vorwiegend auf Vermutungen beruhen.

Wilson ('98) war der erste, der den rudimentären Charakter der kleinen Derivate der Mesodermzellen nachzuweisen versuchte. Er betrachtet sie bekanntlich als Rudimente der Enteroblasten und bezeichnet sie als »vestigial cells,« worüber bereits oben beim Mesoderm ausführlicher berichtet wurde.

Seit dieser Zeit hat man das Vorkommen ähnlicher Gebilde bei verschiedenen Formen der Anneliden, Gephyreen, Mollusken, ja sogar Rotatorien und Crustaceen festgestellt. Es mögen nun im folgenden einige Fälle angeführt werden.

Conklin ('97) hat bei *Crepidula plana* die Beobachtung gemacht, daß die sehr kleinen »Tipcells« des vorderen Kreuzarmes schließlich aus dem Verbande der Ectodermzellen weggedrängt werden und allem Anscheine nach außerhalb des Keimes zugrunde gehen. Desgleichen beobachtete Miß Langenbeck ('98) bei *Microdeutopus* (Amphipod) zwei vom Blastoderm herstammende Zellen, welche ins Blastocöl gelangen und daselbst einer vollständigen Degeneration anheimfallen. Über ihre Descendenz ist leider nichts Näheres bekannt.

Die auffallendste und zugleich wertvollste Beobachtung machte

neulich Torrey ('03) bei *Thalassema* (Gephyrea). Hier werden während des Furchungsprozesses nach der Schätzung dieses Autors wenigstens sechzehn ganz kleine Zellen im ersten und zweiten Quartette erzeugt, welche kurz nach ihrer Abschnürung sichtlich an Größe abnehmen, wobei ihre Kerne dicht reticuliert erscheinen. Diese Zellen beginnen alsbald in die Tiefe zwischen den Ectomeren einzusinken, gelangen in die Furchungshöhle, dringen sodann zwischen und in die Entomeren ein und werden schließlich von denselben gänzlich resorbiert. Nach Ablauf von 14 Stunden, vom Beginn der Furchung, ist von ihnen keine Spur mehr vorhanden. Der ganze Vorgang wurde von Torrey Schritt für Schritt verfolgt und in den Textfiguren S. 232 bildlich dargestellt, so daß an der Richtigkeit seiner Beobachtungen kaum gezweifelt werden darf.

Es ist wohl der erste sicher nachgewiesene Fall einer massenhaften Vernichtung der Furchungsprodukte durch eine Art Phagocytose. Recht interessant ist dabei der Umstand, daß einigen von den für den Untergang bestimmten Zellen bei andern Würmern funktionierende Zellen entsprechen, so z. B. den Zellen $1d^{1\cdot1\cdot2\cdot2\cdot1}$ und $1c^{1\cdot1\cdot2\cdot2\cdot1}$ von *Thalassema* die Nephroblasten bei *Nereis* und Drüsen bei *Amphitrite* und *Capitella*, während dieselben Zellen bei *Podarke* von Treadwell ('01) ebenfalls für rudimentär gehalten werden. Noch mehr auffällig ist der Befund Torreys, daß diese typisch rudimentären Zellen bei der sogenannten radialen Varietät der Embryonen von *Thalassema* groß und offenbar funktionsfähig sind, ferner daß die Zellen $1d^{1\cdot1\cdot2\cdot1\cdot2}$ bei derselben Species bald funktionierend bald rudimentär erscheinen — ein Beweis, daß gleichnamige Zellen sehr verschiedene Prospektivität haben können —. Torrey vergleicht das Verhalten der rudimentären Zellen bei *Thalassema* mit den »Pädoblasten« Eisigs bei *Capitella*, welch letztere durch die entodermalen Massen hindurchdringen, um als funktionierende Mesenchymzellen emporzutauchen; dieser Vergleich erscheint jedoch mit Rücksicht auf den letzteren Umstand nicht ganz zutreffend.

Außer den oben besprochenen werden noch in die Kategorie der rudimentären Zellen solche kleine und anscheinend bedeutungslose Furchungsprodukte eingereiht, deren Endschicksale nicht genau bekannt sind. Vor allem die kleinen Descendenten der Polzellen bei *Aricia* und *Spio*, in denen Wilson ('98) das Rudiment der Enteroblasten erblickt. Vom Standpunkte seiner Hypothese dürften auch die analogen Derivate bei *Amphitrite* (Mead, 97), *Podarke* (Treadwell, 97), *Arenicola* (Child, '00); ferner bei *Planorbis* (Holmes),

Crepidula (Conklin), *Umbrella* (Heymons), *Physa* (Wierzejski) hierher eingereiht werden, die sei es funktionierende Enteroblasten oder deren Rudimente repräsentieren dürften.

Schließlich dürften auch die von Jennings ('96) bei *Asplanchna* beobachteten winzigen Derivate der Entomeren, welche während der Gastrulation abgeschnürt werden, in die Reihe der rudimentären Zellen gestellt werden.

Die allgemeine Verbreitung und die öfters ansehnliche Anzahl der bei einzelnen Formen erzeugten sogenannten rudimentären Zellen weist darauf hin, daß sie irgend welche physiologische oder morphologische Bedeutung haben müssen oder beide zugleich.

Faßt man sie mit Wilson als Rudimente auf, welche ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben und sich bloß als ein Überbleibsel eines altertümlichen Furchungstypus als »vestigial cells« erhalten haben, so müßte in jedem Falle darüber entschieden werden, welche Rolle sie bei der Ahnenform gespielt haben mochten.

Wir haben beim Mesoderm gesehen, daß die Hypothese Wilsons, insofern sie die Existenz palingenetischer Prozesse in der Differenzierung des mittleren Keimblattes wahrscheinlich zu machen sucht, nicht aufrecht erhalten werden kann. Torrey faßt aber das Wesen der rudimentären Zellen bei *Thalassema* vollkommen im Sinne der Hypothese Wilsons auf, denn er meint »that the radially arranged rudimentary cells may be reminiscent of the foundations of certain radial organs«. Im speziellen mögen es einstens Mesenchymzellen gewesen sein, wofür einerseits der radiäre Ursprung der letzteren bei den Polycladen, anderseits das Vorkommen von Ectomesoblasten bei den Anneliden und Mollusken, insbesondere aber diese Tatsache spricht, daß die Zelle $2a^{21}$ bei *Unio* den ganzen Ectomesoblast liefert, während sie bei *Amphitrite* schon sehr klein und bei *Thalassema* ganz rudimentär geworden ist. Wir hätten hier also denselben stufenweise fortschreitenden Reduktionsprozeß der ehemaligen Funktion und dieselbe Übertragung der letzteren an andre Blastomeren zu erblicken, wie sie die Hypothese Wilsons für das primäre Mesoderm annimmt.

Es muß aber in Erinnerung gebracht werden, daß bei *Thalassema* gegenwärtig drei Blastomeren des dritten und sogar sieben des ersten Quartetts an der Bildung des Ectomesoblastes beteiligt sind, somit im ganzen zehn Zellen! Außerdem sind Rudimente des mesenchymatischen Materials, nach der Schätzung Torreys, auf mindestens 16 Ectomeren verteilt, so daß der Keim eine ge-

radezu erstaunliche Menge des Mesenchyms mitführt, von dem die größere Hälfte schließlich von Entoderm resorbiert wird. Bedenkt man weiter, daß bei der Differenzierung der Polzellen bei dieser Form ebenfalls palingenetisches Material abgesondert wird und, daß es allem Anscheine nach auch bei der Differenzierung der drei vom dritten Quartett herstammenden Ectomesoblasten in Gestalt von kleinen Zellen abgeschieden wird, so gewinnt man beiläufig die Vorstellung, wie viel Zeit und Energie der Keim von *Thalassema* auf verschiedene palingenetische Prozesse verschwenden muß, bevor er die Befähigung erlangt, den künftigen Organismus modern aufzubauen. Würde bei irgend einer verwandten Form außerdem noch etwa das Entoderm Rudimente erzeugen, wie es bei z. B. *Asplanchna* tatsächlich der Fall ist, alsdann müßte man in einzelnen Ontogenien auf Schritt und Tritt auf »vestigial cells« stoßen.

Unsrer Erfahrung nach kommen auch bei *Physa* massenhaft kleine Zellen vor, die auf ähnliche Weise wie die rudimentären Zellen von *Thalassema* und andern Formen (d. i. durch stark inäquale Teilung) gebildet werden und sich während des Furchungsprozesses sehr lange ganz passiv verhalten, sie gehen aber unsres Wissens nicht zugrunde.

Vor allem werden solche Zellen von denjenigen Blastomeren in größerer Anzahl erzeugt, welche eine wichtige Rolle im Keime zu übernehmen haben. In erster Linie sind es die Protoblasten der beiden Mesodermanlagen.

Wir haben bei der Darstellung des Differenzierungsprozesses der letzteren bei dieser Form nachdrücklich hervorgehoben, daß der Teilungsmodus in beiden auffallend übereinstimmt. Beide schnüren nämlich zunächst eine größere Tochterzelle ab und zwar schnürt sie die Stammzelle des Urmesoderms gegen den vegetativen, diejenige des sekundären gegen den animalen Pol zu, dann folgt die äquale Bilateralteilung und auf diese eine stark inäquale, deren Produkte beim sekundären Mesoderm kleiner sind als diejenigen beim primären. Die Stammzellen des ersteren teilen sich darauf subäqual, da ihre neuen Tochterzellen verhältnismäßig bedeutend kleiner sind als die entsprechenden Derivate des Urmesoderms. Die beiden Makromeren des letzteren repräsentieren von nun an Organanlagen, desgleichen enthalten die Stammzellen des sekundären Mesoderms von nun an reines Mesoderm. Ihre weiteren Teilungen führen direkt zur Ausbildung der vorderen Mesodermstreifen, wobei der soeben dargestellte abwechselnd äquale und inäquale Teilungsmodus noch später zum Ausdruck gelangt.

Von den vier Makromeren des Urmesoderms enthalten die vorderen die Anlage der Urnieren. Ihre Differenzierung äußert sich wieder in der Abgabe von zwei bedeutend kleineren Tochterzellen (ganz nach dem Muster der Urmesodermzellen), die wir bei der Darstellung des Furchungsprozesses als Mikromeren (m_3, m_5) bezeichneten, sodann teilen sie sich äqual und es gestaltet sich die hintere Tochterzelle direkt zur Riesenzelle der Urniere, während die vordere noch eine winzige Tochterzelle abgibt, bevor sie ihre endgültige Differenzierung erreicht. Es werden also von den beiderseitigen Anlagen der Urniere kleine, chromatinreiche Zellen abgeschnürt, die an dem Aufbau des fertigen Organs keinen Anteil nehmen und deshalb als Rudimente angesehen werden könnten.

Wir finden ferner auch bei den Antipoden des sekundären Mesoderms $3c^1$, $3d^1$ ganz denselben Sonderungsmodus, mit dem Unterschiede, daß anstatt je zwei Paare bloß je ein Paar von Mikromeren abgeschnürt wird. Die Mutterzellen liefern später wichtige Teile der unteren Leibeswand, während ihre kleinen, an das Entoderm angefügten Tochterzellen bis zur Gastrulation und auch noch viel später ungeteilt verbleiben. Ihr Verhalten gibt also über die ehemalige Rolle der Mutterzellen gar keinen Aufschluß und wenn wir an entsprechender Stelle die Vermutung ausgesprochen haben, daß sie einst ebenfalls als Ectomesoblasten fungiert haben mochten, so geschah dies nur auf Grund ihres konformen Differenzierungsmodus und ihres analogen Verhaltens mit den gleichnamigen Zellen bei *Thalassema* und *Podarke*.

Wir finden sonst auch im Ectoderm von *Physa* mehrere Beispiele ähnlicher Differenzierungsteilungen, bei denen je ein oder je zwei kleinere Teilungsprodukte gebildet werden, welche eine nur sehr untergeordnete Rolle im Keime spielen, während ihre Mutterzellen die Anlagen wichtiger Organe bilden. Dies ist z. B. im ersten Quartette ($1a$—$1d$) der Fall, aus dessen ersten Teilprodukten ($1a^2$—$1d^2$) sich die Trochoblasten entwickeln. Diese teilen sich nur einmal und schließlich gehen die hinteren von denselben in der Zusammensetzung der Kopfblase auf, während die vorderen in derjenigen des Velums aufgehen. Ihre zweite nach den Polen zu abgeschnürte Generation $1a^{11}$—$1d^{11}$ bildet schließlich die centrale Partie der Kreuzfigur, deren Rolle untergeordnet ist, während die Mutterzellen die sehr wichtigen Kreuzarme liefern. Sie machen noch eine stark inäquale Teilung durch, deren Resultat wieder bedeutungslose Tochterzellen sind. In den seitlichen Armen sind es die äußeren Medianzellen, welche wahrhaft rudimentär sind, denn sie teilen sich gar nicht und

gehen schließlich in der Bildung der Kopfblase, als eine ganz unbedeutende basale Ergänzung derselben auf. Aus dem Material der drei vorderen Mutterzellen a—c gehen sehr wichtige Organe hervor, d. i. die Cerebralganglien, die Mundtentakeln und die Augen. Hier sehen wir also wieder Zellen, die eine wichtige Rolle im Aufbau des Keimes zu spielen haben, bei ihrer Differenzierung kleine passive Tochterzellen erzeugen, die zu ganz andern Zwecken als ihre Mutterzellen verwendet werden, namentlich zur Bildung von embryonalen Körperteilen.

Im zweiten Quartett kommen ähnliche stark inäquale Teilungen vor. So werden von den Blastomeren $2a^1$—$2d^1$ am Übergange von 24—28 Zellen die sog. »Tipcells« des Kreuzes $2a^{11}$—$2d^{11}$ erzeugt, von denen bei *Physa* nur die vordere ausnahmsweise einer Teilung unterliegt, während die drei übrigen sich gar nicht teilen. Sie könnten also ebenfalls als Rudimente betrachtet werden, zumal sie bei andern Formen bald eine einmalige (*Trochus*, *Ischnochiton*), bald sogar eine zweimalige (*Crepidula*) Teilung durchmachen und die sog. sekundären Trochoblasten liefern. Bei marinen Formen, deren freischwimmende Larven ein starkes Velum ausbilden, beteiligen sich noch drei[1] Tipcells an der Zusammensetzung desselben, bei Süßwasserformen nur noch die vordere, schließlich haben sie alle vier bei den Landformen ihre Funktion eingebüßt. Bei *Physa* und *Planorbis* (Holmes) gehen die drei übrigen Tipcells (a, c, d) sowie die hinteren Trochoblasten in der Bildung der Kopfblase auf. Wir hätten hier also ein klassisches Beispiel des Funktionswechsels der Zellen im Zusammenhange mit der Rückbildung oder maximalen Entwicklung eines Organs.

Wenn wir ferner der unteren Etage des zweiten Quartetts $2a^2$—$2d^2$ unsre Aufmerksamkeit zuwenden, so finden wir, daß diese Zellen bereits am Stadium von 32 Blastomeren ganz kleine Tochterzellen ($2a^{22}$—$2d^{22}$) gegen den vegetativen Pol abschnüren, von denen zwei $2a^{22}$ und $2c^{22}$ bis zur Gastrulation ungeteilt bleiben und erst während derselben einer äqualen Teilung unterliegen, um dann sofort mit dem Entoderm eingestülpt zu werden.

Würde es sich nun herausstellen, daß sie zum Aufbau des Archenteron beitragen, so müßten sie als entodermale Elemente aufgefaßt werden und ihre Mutterzellen als Ectoentoblasten.

---

[1] Merkwürdigerweise gehen bei der marinen *Crepidula* die vorderen Tipzellen zugrunde.

Die Descendenten der vorderen Tochterzellen $2b^{22}$ liefern die Stomatoblasten (bei *Thalassema* spielen dieselben eine wichtige Rolle als Oesophagoblasten), die hintere $2d^{22}$ teilt sich erst am Stadium von etwa 134 Zellen, ihr unteres Derivat $2d^{222}$ verhält sich noch während der Gastrulation passiv und wird vielleicht beim Verschluß des Blastoporus eingestülpt, während das obere $2d^{221}$, welches ebenfalls ungeteilt bleibt, eine untergeordnete Rolle in der Konstituierung der Leibeswand zu spielen scheint.

Wir haben also in den obigen Angaben den Beweis geliefert, daß bei *Physa* in jedem der drei Ectomerenquartette und in jedem Quadrant derselben durch stark inäquale Teilungen Zellen erzeugt werden, die sich durch ihr längeres passives Verhalten während des Furchungsprozesses, durch ihre untergeordnete Rolle im Ausbau des Keimes, manchmal durch ihren offenkundigen Funktionswechsel auszeichnen, oder aber solche, die vielleicht schließlich zugrunde gehen. Die Zahl derartiger Derivate ist aber um so größer, je wichtiger die Rolle ihrer Mutterzellen im Keime ist, wie wir dies für die Protoblasten des primären und sekundären Mesoderms gezeigt haben.

Es werden aber nicht nur bei der Differenzierung von Keimblättern, sondern auch bei derjenigen von Organanlagen ähnliche Zellen gebildet, so z. B. bei *Physa* bei der Differenzierung der Nephroblasten, bei *Dreissensia* bei Differenzierung des ersten Somatoblasten, aus dem die Schalendrüse hervorgeht und dessen Differenzierung nach Meisenheimer in ganz genau derselben Weise verläuft, wie diejenige des ersten Somatoblasten, aus dem sich das Mesoderm entwickelt, wobei ebenfalls rudimentäre Zellen (X^3) erzeugt werden, die allem Anscheine nach zugrunde gehen.

Aus allen oben vorgeführten Tatsachen folgt, daß bei *Physa* und, wie es scheint, ganz allgemein bei den Mollusken und Würmern in allen Quartetten und allen Quadranten derselben ursprünglich ein gewisses Quantum von überflüssigem Material enthalten ist, welches einzelne Blastomeren, die eine wichtige Rolle als Organanlagen zu spielen haben, nicht brauchen können, sobald sie dasselbe in Gestalt von kleinen Zellen entfernen. Ob diese Zellen auch qualitativ von ihren Mutterzellen verschieden sind, darüber können wir in Ermangelung jeglicher Anhaltspunkte nicht urteilen und deshalb ist das Wesen des Vorganges selbst so schwer zu erfassen.

Wenn wir einstweilen von der Erklärung desselben ganz absehen und nur den Teilungsmodus selbst näher ins Auge fassen, so fällt vor allem seine fast schablonenmäßige Einförmigkeit auf. Wir sehen

überall die Reifungsteilungen der Eizelle und ihre nachherige Furchung in mehr oder weniger genauer Weise kopiert. Sogar die drei Ectomerenquartette werden nach demselben Muster gebildet, denn es erzeugen die vier ursprünglichen Blastomeren zunächst ganz kleine, fast knospenförmige Tochterzellen (das erste Quartett), darauf etwas größere (das zweite Quartett) und schließlich teilen sie sich subäqual und liefern das dritte Quartett.

Mit Rücksicht auf den Bildungsmodus bringt bekanntlich V. Häcker[1] sowohl die Erzeugung von den sog. rudimentären Zellen bei den Anneliden, Mollusken und Rotatorien, als auch von Richtungskörperchen, samt ähnlichen Gebilden in der Pflanzenwelt in die Kategorie der »vorbereitenden« und »überzähligen« Teilungen, denen er eine hochwichtige biologische Rolle bei der Differenzierung der tierischen und pflanzlichen Gewebe zuschreibt.

Es würde sich demnach bei diesen Teilungen offenbar um Prozesse handeln, durch welche sowohl die Eizelle selbst, als auch ihre spätere Nachkommenschaft die Befähigung erlangt, die bevorstehende Aufgabe in der Entwicklung des Keimes erfüllen zu können.

R. Hertwig ('98) betont in seiner Arbeit über *Actinosphaerium Eichhorni*, daß der Vorgang der Vierteilung, die Bildung der Richtungskörperchen und ähnliche Vorgänge sich unabhängig aus gleichen physiologischen Ursachen entwickelt haben möchten und daß wir auf eine einheitliche phylogenetische Erklärung derselben verzichten müssen. Dies ist auch unsre Meinung.

Der hartnäckige Fortbestand der sog. rudimentären Bildungen im Furchungsprozess ganzer Tiergruppen, die ansehnliche Zahl von Blastomeren, welche in einzelnen Ontogenien mit der Bildung von Rudimenten betraut sind, weist darauf hin, daß es sich dabei eher um physiologische als um morphologische Momente handelt. Das ultimäre Verhalten dieser Rudimente kann ebensowenig über die Ursache ihrer Erzeugung einen sicheren Aufschluß geben wie dasjenige der Richtungskörperchen, mit denen sie öfters verglichen worden sind. Wie verschieden ist die Dauer und das Verhalten der letzteren! Sie lösen sich bald gleich von der Eizelle los und gehen zugrunde oder aber verharren sehr lange am animalen Pole des Keimes, sogar bis zur Ausbildung der Larve (Mollusken, Anneliden). Im letzteren Fall können sie verschiedenen Wandlungen unterliegen,

[1] Vgl. V. Häcker, Theorie und Praxis der Zell- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

z. B. Flüssigkeitsräume ausbilden, gerade wie die Blastomeren (*Limax*, KOFOID, MEISENHEIMER), oder aber es zieht sich ihr Plasma in längere und kürzere Fortsätze aus (*Cerebratulus*, ANDREWS), sie können ferner zusammenfließen und vom Ooplasma aufgenommen werden (*Canthocamptus*, *Cyclops*, *Ascaris*) oder auch mit einzelnen Furchungszellen verschmelzen, wie dies bei einigen Anneliden als: *Lepidonotus* (MEAD), *Podarke* (TREADWELL), *Arenicola* (CHILD) der Fall ist u. dgl. mehr.

Zu welch verschiedener Deutung ihrer phylogenetischen Rolle könnte dieses so verschiedene Verhalten der Richtungskörperchen führen? Sie sollen aber schon ohnehin ihrem ursprünglichen Wesen nach abortive Eier repräsentieren. Was für Rudimente müßten sie denn sonst repräsentieren, wenn ihre verschiedenen Endschicksale als Maßstab ihrer phylogenetischen Rolle dienen möchten?

Es erscheint somit für die Beantwortung der uns beschäftigenden Frage viel wichtiger, anstatt den wechselnden Endschicksalen der rudimentären Bildungen, ihren Mutterzellen eine größere Aufmerksamkeit zuzuwenden als es bisher geschehen ist.

Wir haben bei unsern Untersuchungen an *Physa* die Überzeugung gewonnen, daß die letzteren um so mehr stark inäquale Teilungen durchmachen, je wichtiger ihre Rolle im Keime ist. Es ergibt sich also aus denselben der Schluß, daß es sich bei diesen Teilungen hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, um physiologische Momente handelt.

Der charakteristische Teilungsmodus ist gewiß uralt, dagegen dürfte das Verhalten der Teilprodukte in den meisten Fällen ganz recent sein. Wir zweifeln deshalb, daß in den kleinen bedeutungslosen Zellen so wichtige Rudimente enthalten sind, für welche sie von WILSON und seinen Anhängern angesehen und den rudimentären Kiemenspalten und Kiemenbögen oder dem embryonalen Zahne der Walfischembryonen an die Seite gestellt werden. Die Tatsache, daß ihre Prospektivität bei nahe stehenden Formen wechseln kann, spricht ganz deutlich gegen diese Auffassung.

17. Gastrulation.

Die erste Einsenkung des Entodermzellenfeldes macht sich an Stadien bemerkbar, bei denen die Entodermplatte aus 33—35, das Kreuz aus 34—38, das sekundäre Mesoderm aus 10—16, das primäre aus 4 Makromeren und etwa 10 Mikromeren besteht, während dabei die Gesamtzahl der Zellen im Keime 200 oder etwas darüber beträgt.

Die Entodermplatte ist bei Beginn der Einsenkung aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt und hat eine fast kreisrunde Form; sie zählt ganz konstant 24 Zellen des vierten Quartetts, welche sehr regelmäßig in zwei konzentrische äußere nach vorn konvergierende Reihen geordnet sind, welche die übrigen 8—10 Komponenten, d. i. die vier Makromeren, das fünfte bzw. auch das sechste Quartett zwischen sich fassen (Fig. 67). Die ectodermale Umrahmung der Entodermplatte bilden dazumal folgende Zellen: vorn $2b^{2222}$, hinten $3c^{222}$ und $3d^{211}$, an den Seiten $2a^{222}$, $2c^{222}$, in den vorderen Ecken $3a^{212}$, $3a^{222}$ und $3b^{212}$, $3b^{222}$, in den hinteren $3d^{22}$, $3d^{212}$ und $3c^{21}$, $3c^{221}$, im ganzen also 13 Zellen, von denen zehn dem dritten Quartett angehören. Vom zweiten wird die Zelle $2d^{222}$, welche an früheren Stadien unmittelbar mit dem Entoderm in Berührung war, kurz vor der Gastrulation von dessen Umgrenzung definitiv ausgeschlossen (Fig. 67).

Der Umstand, daß man an Keimen gleichen Alters bald 13 bald nur 11 Zellen im unmittelbaren Kontakt mit der Entodermplatte findet, erklärt sich dadurch, daß die Teilung von $3c^{22}$ und $3d^{21}$ bald früher bald später zu erfolgen pflegt.

Der ganze Keim hat unmittelbar vor der Gastrulation eine stark abgeflachte Gestalt und ist vom animalen Pol aus tief invaginiert, namentlich sind es die Polzellen und die Basis des hinteren Kreuzarmes, welche tief einsinken, so daß dadurch eine von diesem Pol ausgehende Gastralinvagination vorgetäuscht wird.

Über diese apicale Einsenkung des Ectoderms wurde bereits in einem besonderen Abschnitte berichtet (S. 562), hier mag nur hinzugefügt werden, daß sie noch während der Einstülpung des Entoderms einige Zeit fortbesteht, infolgedessen es eine kurze Phase gibt, in der die abgeflachte Keimscheibe zugleich doppelt invaginiert erscheint.

Entsprechend der bei Gasteropoden und Anneliden sehr verbreiteten Norm, sinken zunächst die Makromeren und das fünfte, beziehungsweise sechste[1] Quartett ein, worauf erst die Einsenkung des vierten Quartetts erfolgt. Aus den zuerst eingestülpten Zellen entsteht alsbald ein ziemlich tiefes Divertikel, dessen rundliche Öffnung von den Zellen des vierten und vorn von denjenigen des dritten Quartetts umgrenzt wird (Fig. 69). Dieser »primäre« Blastoporus ist

[1] Das sechste Quartett wird bald vor der Einstülpung, bald erst während derselben gebildet.

anfänglich recht weit, in dem Maße aber als die Einstülpung fortschreitet zieht er sich zusammen und wird zugleich immer mehr nach vorn verschoben. Dies ist die Folge der gleichzeitigen Einsenkung des vierten Quartetts, dessen Komponenten schon lange vorher sich in der Richtung der ersten Einsenkung stark verlängert haben. Sie scheinen sich jetzt gegen die letztere zu drängen und übereinander zu schieben, so daß die innere Reihe von der äußeren dachziegelartig überdeckt wird. Offenbar folgen sie dabei zum Teil dem seitens des Ectodermwalles ausgeübten Drucke, vorwiegend aber verhalten sie sich ganz aktiv.

Während die Einsenkung fortschreitet bemerkt man unter den Zellen des vierten Quartetts einzelne Mitosen, deren Spindelachsen in verschiedenen, für die Teilung oft sehr ungünstigen Richtungen liegen. Die Entodermplatte wächst also und vertieft sich zugleich, so daß der sich ausbildende Entodermsack in gleichem Maße an Tiefe und Weite gewinnt.

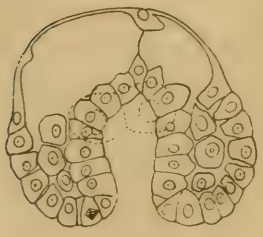
Der Blastoporus bleibt dabei rund, ziemlich weit und liegt fast central. Von den 13 Zellen, welche die einsinkende Entodermplatte umrandeten, haben sich einige geteilt, andre sind tiefer eingesunken. Wir sehen (Fig. 70) das innere Paar der Mikromeren des sekundären Mesoderms geteilt und zugleich tiefer eingesunken, desgleichen ist das jederseitige äußere Paar von den Zellen $3a^{112}$, $3a^{122}$ und $3b^{112}$, $3b^{122}$ überdeckt; auch die seitlichen Grenzzellen $2a^{222}$ und $2c^{222}$ sowie die hinteren $3c^{22}$, $3d^{21}$ pflegen oft um diese Zeit geteilt zu sein, so daß die Zahl der die Entodermscheibe umrandenden Zellen in dieser Phase eventuell von 13 auf 16 steigen kann.

Während das Entoderm immer tiefer einsinkt und die Zahl seiner Komponenten stetig wächst, finden auch im Ecto- und Mesoderm rege Teilungen und durch dieselben veranlaßten Verschiebungen statt.

Man bemerkt in der Kreuzfigur einen Zuwachs um etwa 5—6 Zellen und zugleich ihre weitere Verschiebung nach vorn, ferner finden sehr rege Teilungen in den Quadranten *a*, *c* und *d* des zweiten Quartetts, in *c* und *d* des dritten Quartetts statt. Am ausgiebigsten sind wohl die Teilungen in den beiden seitlichen Quadranten, deren ventral gerichtete Descendenten bereits jederseits mächtige Buckel gebildet haben. Auch in den vorderen Quadranten des zweiten Quartetts bemerkt man einige Teilungen, welche zur Erzeugung der definitiven Velarzellen führen. Am animalen Pol erheben sich die hinteren Trochoblasten blasenartig

über das Niveau des Keimes, ihnen folgt der bisher eingesunkene hintere Kreuzarm, es ist der erste Schritt zur Differenzierung der Kopfblase. Die vordere Kreuzpartie fällt jetzt sehr abschüssig nach vorn ab, so daß der Keim in der Seitenansicht die Gestalt eines stumpfen Kegels gewinnt. Auch das primäre Mesoderm ist während der ersten Phase der Gastrulation in weiterer Entwicklung begriffen, denn es werden nicht nur stets neue Mikromeren seitens der medianen Makromeren erzeugt, sondern es entstehen durch Teilung der äußeren Makromeren die Nephroblasten. Im noch rascheren Tempo schreitet die Entwicklung des sekundären Mesoderms fort, das bereits weit nach hinten reichende Streifen ausbildete und noch immer rege Teilungen aufweist.

Durch diese fortschreitende Entwicklung der beiden Mesodermanlagen, sowie durch den Einstülpungsprozeß des Entoderms wird die Furchungshöhle fast ganz zum Schwunde gebracht und ihre Stelle nimmt jetzt die sich ausbildende Kopfhöhle ein.



Textfig. 9.
Frontalschnitt einer Gastrula mit weit offenem Blastoporus.

Indem wir nun zu den Erscheinungen der Gastrulation selbst zurückkehren, wenden wir zunächst die Aufmerksamkeit auf das recht auffällige Verhalten der am vorderen Rande des Blastoporus befindlichen Zellen $2b^{2221}$ und $2b^{2222}$. Sie lagen nämlich nach ihrem Entstehen und noch beim Beginn der Gastrulation genau hintereinander, während der letzteren erfahren sie zunächst eine leichte Drehung nach links, werden sodann gegeneinander verschoben und gelangen schließlich in eine bilaterale, mediane Lage, in der sie bis zur völligen Ausbildung des Stomodäums verharren (Fig. 71). Selbstverständlich steht ihre Lageänderung im innigen Zusammenhange mit dem asymmetrischen Wachstum des Keimes, welches sowohl in der stärkeren Entwicklung der rechten Seite als insbesondere in der Verzerrung der Kreuzfigur zum Ausdruck kommt.

An der Textfig. 9, welche den Frontalschnitt eines Gastrulastadiums mit weit klaffendem Blastoporus darstellt, sieht man ganz deutlich die asymmetrische Entwicklung der beiderseitigen Körperhälften, von denen die rechte viel stärker ausgebildet erscheint als die linke. Die unmittelbare Ursache dieser Asymmetrie, sowie der Zeitpunkt ihrer ersten Erscheinung ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen. Es wurde bereits beim Entoderm hervorgehoben, daß sich der

Beginn derselben bei *Physa* nicht auf eine einzelne Entodermzelle zurückführen läßt, wie dies Conklin bei *Crepidula* und Casteel bei *Fiona* ('04) gelungen ist. Sie mag vielmehr durch eine ungleichmäßige Entwicklung des Mesoderms und der Quadranten *c* und *d* bedingt und bereits auf viel früheren Entwicklungsstadien vorbereitet sein.

Kehren wir aber zum Blastoporus zurück. In Fig. 70 hatte er eine rundliche Form, sie geht aber schon an den allernächsten Stadien in eine langgezogene schlitzförmige über und, indem sich der Schlitz nach vorn verbreitert, wird die bekannte weitklaffende Form des Blastoporus gewonnen, wie sie aus unsrer Fig. 71 zu ersehen ist. Sie resultiert einerseits aus der raschen Verbreiterung der vorderen Partie des Embryos, anderseits aus dem gleichzeitigen üppigen Wachstum der beiden Quadranten des zweiten Quartetts *a* und *c*, infolgedessen der Schlitz nach hinten in einen scharfen Winkel ausgezogen erscheint, schließlich aus dem seitens der Descendenten der Quadranten *c* und *d* von hinten ausgeübten Drucke.

Nach übereinstimmender Ansicht mehrerer Autoren bewirkt der letztere von den drei Faktoren das Vorwärtsschieben und im Verein mit dem zweiten den endgültigen Verschluß des Blastoporus, wobei der vordere Rand desselben, also in erster Linie die Zellen $2b^{2221}$ und $2b^{2222}$ als relativer Fixpunkt angenommen werden. Der ganze Vorgang des Verschlusses oder, wie wir es nennen wollen, der Zusammenschnürung des Blastoporus, beruht also auf dem Zusammenwirken mehrerer Faktoren, welches sich im einzelnen nicht analysieren läßt. Ihre Wirkung wird gewiß durch die gleichzeitige Ausbildung der Kopfblase und des Archenteronsackes in bedeutendem Maße unterstützt. Die Folge dieses Zusammenwirkens ist einerseits die verhältnismäßig rasche Verengung des Blastoporusschlitzes, anderseits die Verkürzung desselben, welche öfters als Verwachsung seiner Lippen in der Richtung von hinten nach vorn aufgefaßt wird. Man gewinnt wohl aus manchen Bildern den Eindruck als wenn die Verkürzung der Blastoporuslippen in der Tat nur durch die Concrescenz zustande kommen müßte, indessen liefert eine schärfere Beobachtung den Beweis, daß letztere höchstens nur auf einer ganz kurzen Strecke stattfindet. Denn man bemerkt, daß sich die hinteren Zellen $3c^{222}$ und $3d^{211}$ keilförmig stark nach vorn verlängern und zwischen die beiden seitlichen Ectodermwülste gleichsam hineingetrieben werden, daß ferner, in der letzten Phase, vor denselben nur noch ein Paar schmale Zellen in der Medianlinie ($?3c^{21}$ und $3d^{22}$) liegen, welche aber schon unmittelbar an die Blastoporusöffnung

grenzen, welch letztere schließlich von nicht mehr als im ganzen zehn Zellen umrandet wird. Es kann also von einer Verwachsung der Blastoporuslippen auf einer längeren Strecke keine Rede sein, vielmehr von einer Zusammenschnürung derselben, wie dies Sobotta[1] u. a. auch für *Amphioxus* annehmen. Um den Mechanismus dieser Zusammenschnürung zu verstehen, muß man sich die in den beiden Hauptebenen liegenden Zellengruppen als elastische Federn denken, von denen die hintere am stärksten wirkt.

Es erübrigt uns noch der Schicksale der oben aufgezählten Randzellen des Blastoporus mit einigen Worten zu gedenken. Von den vorderen werden die acht Mikromeren des sekundären Mesoderms und ihre Descendenten ganz bestimmt eingestülpt, ferner ein Teil von den unmittelbar hinter ihnen liegenden acht Zellen $3a^{112+122+\cdots}$, $3b^{112+122+\cdots}$, während die übrigen an der Oberfläche verbleiben und später die vordere Umrandung der beiden, vom zweiten Quartett (*a* und *c*) herstammenden, Ectodermwülste bilden. Die vier seitlichen Randzellen $2a^{22}$, $2c^{22}$ werden nach ihrer Teilung insgesamt eingestülpt, von den hinteren verbleiben die medianen Makromeren $3d^{211+\cdots}$, $3c^{222+\cdots}$ an der Keimoberfläche und werden, wie bereits erwähnt, ganz nach vorn verschoben. Von den in den Ecken befindlichen Mikromeren werden nur zwei bis drei innere jeder Seite eingestülpt, während die äußeren, namentlich die den Mutterzellen $3c^{11}$, $3c^{12}$, $3d^{11}$, $3d^{12}$ entstammenden, an der Oberfläche verbleiben, um später die hintere Umrandung der oben erwähnten Ectodermwülste zu bilden.

Man ersieht, daß das Verhalten dieser, oft als »Stomatoblasten« bezeichneten Zellen, verschieden ist und, daß sie nicht alle in dieselbe Kategorie einbegriffen werden können. Wie wir dies beim Darmkanal näher ausführen werden, werden sie gar nicht zur Bildung des Stomodäums, sondern vielmehr zu derjenigen des primären Schlundes verwendet.

Der Vergleich dieser Randzellen mit solchen bei andern Formen zeigt im allgemeinen eine große Übereinstimmung (namentlich besteht dieselbe im hohen Grade zwischen *Physa* und *Fiona*), er läßt sich aber sonst in Ermangelung sicherer Angaben über die Endschicksale derselben nicht weit ziehen und würde sogar in den allgemeinsten Zügen auf lauter Vermutungen stoßen, wie dies aus den

---

[1] Vgl. S. Sobotta, Beob. über d. Gastrulationsvorg. beim *Amphioxus*. Verh. Würzb. Medic. Ges. 1897.

diesbezüglichen Ausführungen Roberts ('03) S. 167—170 zu ersehen ist.

Der Blastoporus schließt sich bei *Physa* nie gänzlich und wenn man auch öfters an Totalpräparaten seinen gänzlichen Verschluß zu finden glaubt, so überzeugt man sich dennoch an Schnitten, daß es nur eine Täuschung war.

Bei *Planorbis* (Holmes) soll sich der Blastoporus schließen, während er bei *Planorbis* (Rabl) offen bleibt. Solcher Widersprüche gibt es mehrere, sowohl im Anneliden- als auch im Molluskenkreise, und sie liefern nur den Beweis, daß die diesbezüglichen Beobachtungen ungenau sind, denn es ist kaum anzunehmen, daß im Bereich eines und desselben Genus solche fundamentale Gegensätze bestehen können.

Wir konnten uns bei *Physa* an Schnittserien überzeugen, daß der primäre Schlund gleich am Eingange zeitweilig durch den Druck der umgebenden Mesoderm- und Eiweißzellen verschlossen wird. Es mag sein, daß auch der Blastoporus für eine ganz kurze Zeit so stark verengt wird, daß er augenblicklich als verschlossen erscheinen könnte.

Wenn wir uns noch zum Schluß die Frage aufwerfen, welchem Typus die Gastrula von *Physa* angehört, so können wir sie vom Standpunkte des Schemas weder dem rein embolischen noch dem rein epibolischen anreihen, denn für den ersteren fehlt als Ausgangsform das charakteristische Blastulastadium, gegen den letzteren spricht die successive Einstülpung des Entoderms. Wir können also diesen Gastrulatypus als eine Zwischenform betrachten, wie sie auch bei *Planorbis* (Rabl et Holmes) u. a. zu finden ist.

Was den Vorgang der Gastrulation selbst betrifft, so können wir denselben selbstverständlich keineswegs auf die Tätigkeit rein mechanischer Faktoren zurückführen. Ein Blick auf die Fig. 81, wo die spontan von den Ecto- und Entodermzellen ausgeschickten Fortsätze geradezu einen Wald bilden, liefert uns wohl die beste Überzeugung von der Aktivität der Blastomeren während des Gastrulationsprozesses.

Schließlich mag noch nachdrücklich hervorgehoben werden, daß das entodermale Material von dem ectodermalen bereits vom 36-zelligen Stadium an histologisch streng geschieden erscheint, so daß wir beim Beginn der Einstülpung eine ganz scharf ausgeprägte Grenze zwischen den beiden Keimblättern nachweisen können. Dieses Verhalten weist auf eine sehr frühzeitige Differenzierung des Entoderms hin, welche wir bereits bei Erörterung der Frage nach der Zahl der Ectomerenquartette S. 577 in den Vordergrund gestellt haben.

III. Entwicklung der Organe.

18. Larvale Organe.

Wir beabsichtigen in der nachfolgenden Darstellung der Organogenese kein vollständiges Bild der Entwicklung der Larve von *Physa* zu geben, sondern nur unsre Beobachtungen über die Bildung einzelner Organe, welche uns ein größeres Interesse zu bieten schien, zu verzeichnen. Bezüglich der stufenweisen Entwicklung der äußeren Form der Larve, welche zum Verständnis der Organentwicklung unumgänglich notwendig ist, müssen wir auf die fast ganz identischen Vorgänge bei *Planorbis* (Rabl und Holmes) hinweisen, welche von den genannten Autoren, namentlich vom ersteren, eingehend berücksichtigt und in Wort und Bild dargestellt werden.

Wir beginnen mit den larvalen Organen.

a. Das Velum.

An der Zusammensetzung des Velums von *Physa* beteiligen sich ausschließlich die Zellen des ersten und zweiten Quartetts, namentlich die vier vorderen Trochoblasten $1a^{21}$, $1a^{22}$ und $1b^{21}$, $1b^{22}$, sowie die Descendenten der Zellen des zweiten Quartetts $2b^{121}$, $2b^{122}$ und $2b^{211}$, $2b^{212}$, zu welchen noch die vordere Tipzelle $2b^{11}$ hinzutritt, die, wie bereits bekannt, entweder ganz ungeteilt bleibt oder aber sich äqual und bilateral teilt. Demnach setzt sich die erste Anlage des Velums bald aus 9, bald aus 10 Zellen zusammen.

Die vier Trochoblasten bleiben bei der weiteren Differenzierung des Velums ungeteilt, sie rücken während der Umbildung der vorderen Partie der Kreuzfigur immer weiter nach außen und nehmen schließlich ihre definitive Lage ganz an der Außenseite der Scheitelplatten ein (Fig. 79, 80). Die dem zweiten Quartett angehörigen Komponenten teilen sich in acht Zellen schon während oder kurz nach der Gastrulation, so daß das Velum auf der nächsten Stufe seiner Ausbildung aus 13 bzw. 14 (falls $2b^{11}$ geteilt wird) Zellen besteht. Diese liegen anfangs alternierend, später bilden diejenigen des zweiten Quartetts eine einfache Reihe, welche über dem Munde und seitwärts um die beiden Scheitelplatten zieht und jederseits an der Basis der Kopfblase endigt. Über den beiden Enden dieser Zellreihe liegen je zwei inzwischen enorm entwickelte Trochoblasten, weshalb hier das Velum zweireihig, während der ganze übrige Teil nur einreihig ist (Fig. 79, 80).

Die Zusammensetzung und Form des ausgebildeten Velums tritt am klarsten an gelungenen Silbernitrat-Präparaten hervor (Fig. 79, 80), an denen es als ein heller Streifen mit scharf markierten Zellgrenzen sich von den dunkler gefärbten Partien andrer Organe scharf abhebt. An solchen Präparaten kann man auch die Überzeugung gewinnen, daß außer den Zellen des zweiten Quartetts im Quadranten *B* sonst keine andern accessorischen Komponenten an der Bildung des Velums teilnehmen.

An Stadien mit vollkommen ausgebildeter Kopfblase, mit Anlage der Schalendrüse, des Fußes und des Stomodäums, konnten im Velum etwa 21—23 Zellen unterschieden werden, von denen nur vier den primären Trochoblasten, die übrigen dem zweiten Quartett *b* angehören. Es ist nicht ausgeschlossen, daß an späteren Stadien durch Teilung der Descendenten dieses Quartetts noch ein kleiner Zuwachs entsteht, wiewohl dies nach unsern Beobachtungen wenig wahrscheinlich ist. Aber auch ohnehin dürfte das Velum von *Physa* als ein wohlentwickeltes larvales Organ angesehen werden, da das Velum der Anneliden und der primitiven Molluskenformen in der Regel nicht mehr als 25—30 Zellen enthält. Bei *Planorbis* (Rabl) scheint das Velum noch stärker ausgebildet zu sein, da es hier zweireihig sein soll. Merkwürdigerweise ist es bei dem amerikanischen *Planorbis trivolvis* nach Holmes nur aus 11 Zellen zusammengesetzt, also verhältnismäßig ganz rudimentär. Diese auffallenden Unterschiede dürften aber nur darauf beruhen, daß es auf späteren Stadien schwierig ist, die einzelnen Komponenten genau zu unterscheiden und zu zählen.

Unter den Velarzellen erreichen die primären Trochoblasten die stärkste Ausbildung, sie bilden mächtige Vacuolen aus und erheben sich infolgedessen bedeutend über das Niveau der Keimoberfläche, so daß sie von vorn oder hinten betrachtet zwei an den Seiten des Körpers angebrachten Henkeln ähnlich sehen. Bei *Physa* sieht man, wenigstens zeitweise, an diesen größten Velarzellen Flimmern, welche bei *Planorbis* (Rabl) nicht ausgebildet werden. Ihr Plasma enthält zahlreiche gelbliche Körnchen, vielleicht Excretkörnchen? Diese vier Zellen zeigen schon am Gastrulastadium eine ganz eigentümliche Gestalt, indem sie mehrere Pseudopodien in die Furchungshöhle ausschicken — ein Beweis ihrer wichtigen, physiologischen Rolle.

Vergleichende Betrachtungen über das Velum der Mollusken und Anneliden sind bereits so oft und so eingehend durchgeführt worden, daß es überflüssig ist, einzelne Tatsachen nochmals vorzuführen. Fast alle Autoren sind darüber einig, daß unter den das Velum der Mol-

lusken und Anneliden zusammensetzenden Zellen bloß die primären Trochoblasten und ihre Abkömmlinge ganz homolog sind, während die übrigen teils dem ersten, teils dem zweiten oder sogar dritten Quartett entstammenden Komponenten, deren Zahl und Art der Verwendung beim Aufbau des Velums recht verschieden sein kann, nicht mehr streng homologisiert werden dürfen. Somit kann das Velum als Ganzes eben seiner wechselnden Zusammensetzung halber nur in ganz speziellen Fällen als ein absolut homologes Gebilde angesehen werden. Schon unter den Anneliden gibt es Formen wie: *Amphitrite*, *Arenicola*, *Podarke*, *Thalassema*, bei denen zwar die Zusammensetzung des Velums aus den Derivaten der primären Trochoblasten vollkommen identisch zu sein pflegt, während aber bei einigen derselben zu diesem Grundstock des Velums noch einige von den »intergirdle«-Zellen und Derivaten des zweiten Quartetts aus den Quadranten *A*, *B*, *C* hinzukommen, beschränkt sich seine Zusammensetzung bei den andern entweder ausschließlich auf die Trochoblasten oder auf diese und einen ganz geringen Anteil von accessorischen Bestandteilen, oder aber es wird nicht einmal die volle Zahl der Trochoblasten (d. i. 16) zum Aufbau des Velums verwendet. Mit Rücksicht auf diese Unterschiede hat sich Child ('99) gegen eine spezielle Homologisierung dieses Organs selbst im Annelidenkreise erklärt, während Mead ('98) nicht nur eine vollkommene Homologie des Annelidenvelums anerkennt, sondern auch des letzteren und des Molluskenvelums. Zwischen den Komponenten des Prototrochs verschiedener Typen bestände nach ihm dieselbe genetische Beziehung, wie zwischen den einzelnen Skelettteilen der Extremitäten der Vertebraten. Diese Ansicht teilt auch Torrey ('03) auf Grund seiner Befunde bei *Thalassema*, deren Velum aus genau denselben Descendenten der sog. primären Prototrochzellen gebildet wird, wie dasjenige von *Amphitrite*, *Arenicola*, *Podarke* u. m. a. Der Umstand, daß die 16 Prototrochzellen bald vollzählig, bald nur zum großen Teile in die Bildung des Velums eingehen, sowie daß die accessorischen Bestandteile verschieden sein können, bildet nach der Ansicht der genannten Autoren ebensowenig eine Einschränkung der Homologie des ganzen Organs wie die wechselnde Zusammensetzung der Extremitäten in einzelnen Vertebratenklassen.

Am meisten nähert sich dem typischen Prototroch der Anneliden das Velum von *Ischnochiton* (Heath, '99) und *Trochus* (Robert, '03), da der centrale Teil desselben aus 16, den Prototrochzellen der Anneliden homologen Zellen besteht. Freilich findet man bei der

Mehrzahl der marinen und Süßwasser-Gasteropoden diese Zahl stark reduziert, aber der Rest, welcher bei den meisten der untersuchten Formen vier Zellen beträgt, entspricht vollkommen den primären Prototrochzellen der Anneliden.

Was die accessorischen Bestandteile des Velums der Gasteropoden betrifft, ist nach unsrer Ansicht zurzeit ein tiefgehender Vergleich kaum zwischen zwei bis drei Formen möglich, sonst lauten die Angaben so unbestimmt[1] und sind so unzulänglich, daß es sich wohl nicht lohnt, dieselben miteinander zu vergleichen. Im allgemeinen geht aus den bisherigen Angaben über die Zusammensetzung des Velums der Gasteropoden nur so viel sicher hervor, daß die hinteren primären Trochoblasten nur ausnahmsweise als Velarzellen fungieren, dagegen kommt diese Eigenschaft den vorderen durchgehends zu. Als accessorische Bestandteile des Velums erscheinen fast allgemein die Zellen des zweiten Quartetts und zwar entweder nur im Quadranten *B* oder auch in *A* und *C*.

Mit der Ausbildung des Velums tritt die Larve in das charakteristische Trochophorastadium ein, welches vielfach als eine Grundform aller Molluskenlarven aufgefaßt wird. Ihre phyletische Beziehung zur Trochophora der Anneliden wurde gar oft als erwiesen dargestellt, neuerdings äußert Meisenheimer (*Dreissensia* '01) die Überzeugung, »daß der enge Zusammenhang von Anneliden und Mollusken durch das Bindeglied der Trochophoralarve als eine durchaus bewiesene Tatsache der vergleichenden Entwicklungsgeschichte betrachtet werden muß«.

Ohne uns auf diese Frage näher einlassen zu wollen, möchten wir nur bemerken, daß wir diesen vermeintlichen Beweis bloß als eine subjektive Ansicht betrachten, welche ebensowenig die Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken und Anneliden aufzuklären vermag wie die auffallende Übereinstimmung in den Furchungsprozessen beider Typen.

b. Urniere.

Über den Bau und die Entwicklung dieses larvalen Organs bei den Pulmonaten lagen bis auf die neueste Zeit nur vereinzelte, meist unsichere und sich widersprechende Angaben vor. Erst im Jahre 1899 hat J. Meisenheimer eine größere Zahl von Arten sowohl aus der Gruppe der Basommatophoren, als auch der Stylom-

[1] Casteel ('04) hebt in seiner Arbeit über *Fiona* hervor, daß es ihm trotz vieler Mühe nicht gelungen ist die Zusammensetzung des Velums genau kennen zu lernen, was auch seine diesbezüglich unklaren Figuren bestätigen.

matophoren einer eingehenden vergleichenden Untersuchung unterzogen, aus der sich folgende, für die richtige Auffassung der Morphologie der Urniere wichtige Sätze ergeben haben:

1) Die Urniere der Basommatophoren besteht ganz konstant aus vier Zellen, d. i. zwei Excretionszellen, einer Wimperzelle und einer ausführenden Zelle, dagegen stellt diejenige der Stylommatophoren ein typisches Epithelrohr dar.

2) Das innere Ende der Urniere ist in beiden Gruppen gegen die Leibeshöhle vollkommen abgeschlossen und zwar in der ersteren durch eine einzige, in der letzteren mindestens durch zwei, in der Regel aber durch mehrere Wimperzellen.

3) Bei *Limax maximus* ist die Urniere nach Meisenheimer ('98) ein »rein ectodermales Gebilde, zu dem das Mesoderm auch nicht den geringsten Beitrag geliefert hat« (S. 584), bei den Basommatophoren entsteht sie vermutlich ebenfalls aus dem Ectoderm.

4) Im Bau der Urnieren beider Gruppen besteht kein prinzipieller Gegensatz, sie lassen sich vielmehr unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Über Stylommatophoren fehlen mir eigne Beobachtungen, dagegen bin ich in der Lage, nach sorgfältigen und erschöpfenden Untersuchungen an *Physa*, einem Repräsentanten der Basommatophoren, die Angaben Meisenheimers, betreffend die Nierenstruktur dieser Form, in vollem Umfange zu bestätigen. Da es ferner für mich keinem Zweifel unterliegt, daß die Beobachtungen, welche derselbe außer an *Physa*, noch an drei andern Arten jener Gruppe, d. i. an *Planorbis corneus*, *Limnaea stagnalis* und *Ancylus fluviatilis* gemacht hat, ebenso genau und zuverlässig sein werden, so halte ich die wichtige Frage nach dem Bau der Larvenniere der genannten Gruppe für endgültig gelöst. Infolgedessen erachte ich es für ganz überflüssig, mich an dieser Stelle über anders lautende Angaben sonstiger Autoren auszulassen, zumal bereits Meisenheimer die betreffende Literatur genügend berücksichtigt hat.

Ergänzend möchte ich nur hervorheben, daß Holmes in einer später erschienenen Arbeit ('00) über *Planorbis trivolvis* bezüglich der Morphologie der Urniere noch auf dem Standpunkte älterer Autoren, namentlich Rabls, steht, indem er den inneren Arm dieses Organs aus einer Reihe von durchbohrten Zellen zusammengesetzt und gegen die Leibeshöhle offen sein läßt: »The inner arm is directed toward the head, it is formed of a row of perforated cells, and the lumen is ciliated and provided with a ciliated opening near the end·

(p. 422). Diese Angabe muß ich entschieden für unrichtig halten, denn es ist kaum anzunehmen, daß bei zwei Arten derselben Gattung, d. i. *Planorbis corneus* und *Planorbis trivolvis*, in der Struktur ein und desselben Organs ein so prinzipieller Unterschied obwalten könnte. Holmes mochte sich durch den Umstand täuschen lassen, daß in vorgerückten Stadien außer den vier typischen Zellen noch mehrere andre mesodermale Elemente an dem Aufbau der Urniere sich zu beteiligen scheinen. Indessen sind es Zellen, welche zwar allerdings sich an die echten Urnierenzellen mehr oder minder eng anschließen, jedoch bloß die Befestigung und wahrscheinlich auch die Ernährung derselben zu besorgen haben, während die Aufgabe der Excretion und Ausführung der Excretstoffe ausschließlich den vier typischen Konstituenten zufällt. Ebenso halte ich die Angabe Holmes', daß das Lumen des inneren Armes bewimpert ist, für unrichtig.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß die von Rabl für *Planorbis corneus* beschriebenen Verhältnisse ebenfalls auf eine Ungenauigkeit der Beobachtung zurückzuführen sind. Es sollen nämlich nach diesem Autor die beiden Urnierenschenkel gegen die Leibeshöhle offen sein, ferner soll die Urniere als »hereditives Urorgan« erhalten sein, welches nicht mehr funktioniert und ein kleiner, durchbohrter Fortsatz der Riesenzelle soll das Rudiment eines obliterierten ursprünglichen Ausführungskanals repräsentieren. Wie sich nun aus meinen eignen und fremden Untersuchungen an mehreren Basommatophoren ergibt, ist die Urniere ein regelrecht funktionierendes, proximal mit einer großen seitlich komprimierten Wimperzelle anhebendes, mit einer kolossalen Excretionszelle, der sog. »Riesenzelle« versehenes und mit einer einzigen Mündungszelle nach außen sich öffnendes Excretionsorgan.

Über das Verhältnis der Urniere zu den Keimblättern gehen die Ansichten der Autoren sehr weit auseinander. Nach Fol (1880) soll sich das ganze Organ aus einer Einstülpung des Ectoderms entwickeln, während nach Erlanger bei *Bythinia* ('91), *Planorbis* und *Limnaeus* ('95) wenigstens der Ausführungskanal aus diesem Keimblatte hervorgehen soll. Nach Wolfson (1880) entsteht bei *Limnaeus stagnalis* die Urniere aus einer großen Ectodermzelle, die sich unter das Velum hineinschiebt. Nur Rabl leitet die Urniere bei *Planorbis* (1879) in ihrem ganzen Umfange von den Mesodermstreifen ab; ihm schließt sich Holmes auf Grund seiner Studien an der amerikanischen Art *Pl. trivolvis* an, ohne jedoch direkte Beweise für die

Richtigkeit seiner Meinung vorzubringen. Bezüglich des Ausführungsganges bleibt er allerdings im Zweifel, ob dieser vom Mesoderm oder aber den Befunden Erlangers gemäß vom Ectoderm abzuleiten sei; ferner äußert er auch über die Entstehungsweise des Excretionskanals bloß Vermutungen. Überhaupt stützen sich die Ausführungen dieses Autors lediglich auf fragmentarische Beobachtungen, welchen bloß eine einzige Figur (Taf. XXI, Fig. 52) zugrunde liegt. Schließlich gelangt Meisenheimer (l. c.) auf Grund seiner bloß gelegentlichen (nach eignem Geständnis) Beobachtungen und, wie es scheint, hauptsächlich unter dem Eindrucke seiner an *Limax maximus* ('99) erzielten Resultate zu der Überzeugung, daß die Urniere im Gegensatz zu Rabls Ansicht »eher direkt vom Ectoderm als vom Mesoderm abzuleiten ist«[1].

Angesichts dieses Widerstreites der Meinungen und in Anbetracht der Wichtigkeit des Gegenstandes schien es nun dringend geboten, die Sachlage durch eigne Untersuchungen festzustellen, zumal dieselben von keinem meiner Vorgänger hinlänglich genau durchgeführt worden sind.

Nachdem ich nun die Differenzierung dieses Organs bei *Physa* Schritt für Schritt verfolgt habe, bin ich in der Lage, dieselbe bis auf die Urmesodermzelle *4d* zurückzuführen und den tatsächlichen Beweis zu erbringen, daß die Urniere bei dieser Basommatophoren-Gattung in ihrem ganzen Umfange dem Mesoderm entstammt.

Wie sich die Sache bei den Stylommatophoren verhält, ob nämlich deren Urniere durchgehends ectodermaler Abkunft ist, oder aber ob sich vielleicht auch mesodermale Elemente an ihrem Aufbau beteiligen, bleibt für mich nach wie vor unentschieden.

Auf das Verhältnis der beiden oben charakterisierten Bautypen zueinander wollen wir erst am Schlusse unsrer Darstellung zurückkommen.

Indem wir jetzt zur Schilderung der Entwicklung der Urniere bei *Physa* übergehen, müssen wir des Zusammenhanges halber die wichtigsten Tatsachen aus den Kapiteln über den Furchungsprozeß und das primäre Mesoderm in Erinnerung bringen.

Wir haben dort ein Stadium kennen gelernt, wo die Urmesodermzelle $4d$ sich in zwei äquale Descendenten $4d^1$, $4d^2$ (M^1, M^2) bilateral geteilt hat, ferner ein solches, wo die letzteren nach Abschnürung

[1] Bei *Dreissensia* leitet Meisenheimer ('01) die Urniere aus dem Ectoderm ab, während sie Hatschek bei *Teredo* aus dem Mesoderm und Stauffacher bei *Cyclas* teils aus dem Ectoderm teils Mesoderm ableitet.

von zwei Mikromeren (m^1, m^1 bzw. $4d^{11}$, $4d^{21}$) sich abermals äqual, jedoch diesmal in horizontaler Richtung geteilt haben, nämlich am Stadium von 97 Zellen (Taf. XX, Fig. 48*b*). Nach dieser letzteren Teilung scheint die endgültige Sonderung des mesoblastischen Materials vom nephroblastischen vollzogen zu sein, denn von nun an verfolgt jedes von den neu entstandenen Zellpaaren seine eignen Wege. Das mittlere erzeugt nämlich noch eine Reihe von Mikromeren und teilt sich schließlich auf dem Veliger-Stadium mehrere Male bald vollkommen äqual, bald subäqual, um die hinteren Mesodermstreifen zu bilden, das äußere dagegen schnürt bloß zwei Paare von Mikromeren ab, worauf es sich vollkommen äqual teilt und die beiden Hauptzellen liefert, aus denen sich die Urniere herausbildet und die wir somit als Nephroblasten (*N*) bezeichnen können. Die Abgabe des ersten verhältnismäßig großen Mikromerenpaares erfolgt am Stadium von 125—135 Blastomeren und zwar in der Richtung nach hinten und unten. Diese Descendenten (m_3) lehnen sich an die medianen Makromeren derart an, daß sie dieselben zum Teil von oben überdecken (Fig. 66).

Nach einer längeren Ruhepause erfolgt bei etwa 160—180 Zellen die nächste, abermals auffallend inäquale Teilung der Nephroblasten (M_{11} und M_{21}), bei welcher winzige Tochterzellen m_5 zwischen die Mutterzellen und die medianen Nachbarzellen M_{12} und M_{22} förmlich eingezwängt werden (Fig. 66, 82*b*). Der Teilungsakt selbst ist in der Prophase dem nächstfolgenden ähnlich und könnte leicht mit demselben in bezug auf die Zeitfolge verwechselt werden oder ganz der Beobachtung entgehen; derselbe muß somit an einer ununterbrochenen Reihe von Entwicklungsstadien festgestellt werden, was bei *Physa* geschehen ist.

Die soeben dargestellte zweimalige und jedesmal im verschiedenen Grade inäquale Teilung der vorderen (äußeren) Makromeren, unsrer Nephroblasten, führt zu ihrer endgültigen Differenzierung. Da wir auf diese Differenzierungsteilungen bereits bei Besprechung des primären Mesoderms hinweisen, so gehen wir hier gleich zur Darstellung der weiteren Entwicklung der Nephroblasten über. Ihre nächste Teilung ist vollkommen äqual (Taf. XXIV Fig. 82) und findet erst beim Beginn des Einsinkens der Entodermplatte, zuweilen etwas früher oder später statt.

Unmittelbar nach der vollzogenen Teilung liegen die beiden vollkommen gleichen Tochterzellen in derselben Ebene mit den medianen Mesodermzellen und verbleiben in derselben, solange sie noch der

Zwischenkörper verbindet (Taf. XXIV, Fig. 82, N_1, N_2). Ist aber die Trennung erfolgt, alsdann werden aus dieser Lage die vorderen nach oben verschoben, während die hinteren tiefer gegen die Bauchseite rücken. Vor der Trennung und kurz nach derselben beurkunden alle vier Nephroblasten den genetischen Zusammenhang mit dem medianen Mesoderm durch den identischen histiologischen Charakter, namentlich durch den allen Mesodermmakromeren eigentümlichen, gelblichen, von feinen Dotterkörnchen herrührenden Farbenton, welcher sie von den nächstliegenden Zellen des sekundären Mesoderms, sowie von den Ectodermzellen sehr leicht unterscheiden lernt.

Das hintere Paar strebt von nun an auf dem kürzesten Wege seinem Endschicksale zu; ohne sich zu teilen wächst es nämlich sehr rasch und überholt binnen kurzem alle übrigen Mesodermzellen an Größe, wobei auch die Kerne in gleichem Maße wachsen und zu kolossalen Bläschen mit einem reich verästelten Chromatinnetze und einem großen Nucleolus anschwellen. Während dieser Umbildung lassen sich diese Zellen schon als die künftigen »Riesenzellen« der Urniere unzweifelhaft erkennen, welche, wie eingangs erwähnt wurde, den Kern dieses Organs bilden. Zu ihrer vollendeten Ausbildung fehlt nur noch der intracellulare Excretionsgang, welcher sich erst später ausbildet.

Das vordere Nephroblastenpaar N_2 (Fig. 85*a*) macht zunächst eine stark inäquale Teilung durch, wobei die Teilungsspindeln bald harmonisch nach einer Richtung sich einstellen, bald eine divergente Lage zeigen. Die kleinen chromatinreichen Tochterzellen werden aber immer nach innen gegen die Archenteronwand, bzw. nach oben gegen die spätere Kopfblase abgeschnürt und lehnen sich den entsprechenden Riesenzellen an (Taf. XXIV, Fig. 85*a*, *b*). Die inäquale Teilung des zweiten Nephroblastenpaares ist gleichsam eine Wiederholung der zweiten Differenzierungsteilung ihrer Mutterzellen M^{21} und M^{11}.

Die Riesenzelle ist zu dieser Zeit bereits von mehreren Mikromeren umgeben, von denen zwei, an ihrem oberen Rande gelegenen, dem primären Mesoderm entstammen, während die dritte, welche an ihrem vorderen und unteren Rande sich befindet, zwar denselben Charakter wie die zwei oberen zeigt, zweifellos von keinem der beiden Nephroblastenpaare, sondern allem Anscheine nach von einer Zelle des sekundären Mesoderms erzeugt wird.

Ähnliche Mikromeren erscheinen auch am vorderen Ende der beiden vorderen Nephroblasten und mögen gleichfalls vom sekundären

Mesoderm herstammen, wofür die im letzteren mehrfach beobachteten stark inäqualen Teilungen sprechen (Fig. 82).

Die soeben beschriebene inäquale Teilung der beiden vorderen Nephroblasten wurde wenigstens an acht Keimen beobachtet, unterliegt somit keinem Zweifel. Sie findet bei bereits weit fortgeschrittener Einstülpung des Entoderms statt und ist deshalb schwierig zu verfolgen.

Bis zu dieser Phase konnte man über den Entwicklungsgang der Urnierenanlagen die vollste Klarheit gewinnen, mit dem nächsten Schritt beginnen sich Schwierigkeiten zu häufen und kommen recht verschiedene Bilder zur Beobachtung, welche der sicheren Deutung des wahren Sachverhaltes im Wege stehen. Dazu tragen mehrere Umstände bei, vor allem die rasch fortschreitende Entwicklung und Umbildung der Archenteronzellen, welche große Vacuolen ausbilden und die Mesodermzellen an die Ectodermwand pressen, ferner die ungemein starke Wucherung sämtlicher Mesodermzellen, insbesondere derjenigen des sekundären Mesoderms, welch letztere die Urnierenanlage allseitig umgeben und mit ihr auf verschiedene Weise in Verbindung treten, schließlich das energische Wachstum des Ectoderms und die mit demselben Hand in Hand gehende Umbildung der allgemeinen Gestalt des Embryos. Durch alle diese Umstände wird die genaue Beobachtung der im Innern des Keimes vor sich gehenden Veränderungen an einzelnen Zellen im hohen Grade erschwert, so daß gerade die interessantesten Vorgänge in der definitiven Ausbildung der Urniere sich der unmittelbaren Beobachtung entziehen. Sie müssen vielmehr aus einzelnen Bildern erschlossen werden.

Wir erinnern, daß die fertige Urniere aus drei Zellen besteht, zu denen noch eine ausführende hinzukommt. Die drei Hauptzellen derselben waren nun bereits nach der letzten Teilung der vorderen Nephroblasten vorhanden, d. i. die Riesenzelle, vor ihr die Mikromere, an welche sich ihre Mutterzelle unmittelbar anschließt (Fig. 90). Nichts erscheint also wahrscheinlicher, als daß sich diese drei Zellen zu definitiven Urnierenzellen in der Weise differenzieren, daß das vordere Glied sich an die sog. Scheitelplatte anheftet und in die Wimperzelle, das nächstfolgende in die Excretionszelle umwandelt, während die Riesenzelle sich mit einer Ectodermzelle verbindet und auf diese Weise die Kommunikation des späteren Nierenkanals mit der Außenwelt hergestellt wird. In der Tat kommen an Stadien, wo die Kopfblase bereits stark ausgebildet ist und der Embryo rotierende Bewegungen ausführt, Bilder zu Gesicht, welche diese Deutung sehr wahrscheinlich machen.

Man bemerkt z. B. in Fig. 90 vier Zellen, welche wir der Reihe nach mit *n. I*, *n. II*, *n. III* und *n. IV* bezeichnen, von denen die erste die Ausführungszelle, die zweite die Riesenzelle, die dritte die zweite Excretionszelle und die vierte die Wimperzelle der fertigen Urniere repräsentiert. Ein ganz ähnliches Bild gibt Meisenheimer ('99) für die Entwicklung der Urniere von *Ancylus fluviatilis* (Fig. 2) und deutet es in der oben bezeichneten Weise.

Indessen lehrt eine sorgfältige Untersuchung der Entwicklung dieser Nierenanlage an einer ununterbrochenen Reihe von Entwicklungsstadien, daß der spätere innere Arm derselben nicht aus zwei, sondern aus drei oder gar aus vier Zellen und somit die ganze Anlage aus fünf bzw. sechs anstatt aus vier Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 89*a*). Dieses Bild wiederholt sich so oft, namentlich an Stadien, wo bereits die Schalendrüse ziemlich tief eingestülpt ist, daß man es keineswegs als eine zufällige Erscheinung betrachten kann. Da aber der innere Arm typisch aus zwei Zellen besteht, so wirft sich die Frage auf, woher diese drei Zellen stammen und welche von ihnen bei der definitiven Konstituierung dieses Armes eliminiert wird? Allem Anscheine nach teilt sich der vordere Nephroblast nach Abschnürung der Mikromere äqual, wofür der histiologische Charakter der an die Riesenzelle proximal sich anreihenden drei Zellen sprechen würde. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß zu den ursprünglichen drei Derivaten der Nephroblasten Elemente des sekundären Mesoderms hinzutreten, welche die Aufgabe haben, das proximale Ende des inneren Urnierenarmes mit der inneren Wand der Kopfplatte zu verlöten.

Dieser zweifelhafte Punkt konnte durch unmittelbare Beobachtung nicht entschieden werden. An einigen Präparaten wurde zwar eine größere Zelle in unmittelbarer Nähe der Riesenzelle in mitotischem Zustande beobachtet, ob dies aber der zweite Nephroblast ist, war nicht zu entscheiden. Alle Bilder, die an Dutzenden von Präparaten beobachtet wurden, sprechen dafür, daß der innere Arm der Urniere sich aus dem hinteren Nephroblasten allein ausbildet und die mit seinen Derivaten in Verbindung tretenden Zellen des sekundären Mesoderms nur zur Anheftung der Wimperzelle dienen. Wie schwierig die Entscheidung dieser Frage ist, lehrt ein Blick auf die Fig. 87, aus der klar zu ersehen ist, welch eine große Menge von gleichgestalteten Zellen die Nierenanlage umgibt.

Maßgebend für die Beurteilung der Genese des ganzen Organs ist die Tatsache, daß schon auf den allernächsten Stadien der innere Arm wieder aus zwei Zellen besteht, von denen die unmittelbar an die

Riesenzelle angereihte bereits die Fortsetzung des inzwischen in der letzteren ausgebildeten Excretionskanals enthält.

Der äußere Urnierenarm besteht aus einer einzigen Zelle, welche sehr frühzeitig mit der Riesenzelle mit breiter Fläche verlötet erscheint. Es ist dies die künftige Ausführungszelle. Die Erforschung ihrer Abkunft bietet die größten Schwierigkeiten. Ist es eine ectodermale oder aber eine mesodermale Zelle und im letzteren Falle stammt sie vom primären oder sekundären Mesoderm ab? Auf die Entscheidung dieser Alternative wurde die größte Sorgfalt verwendet, trotzdem aber Dutzende von Präparaten, sowohl Schnittbilder als auch Totalansichten, verglichen wurden, konnte die Einwanderung einer Epithelzelle nicht nachgewiesen werden. Diese müßte aber unbedingt stattfinden, sobald man bereits an Stadien, wo die Riesenzelle noch keine Spur von einem Kanal zeigt, die spätere Ausführungszelle mit ihr verbunden und in die Furchungshöhle so weit eingesunken findet, daß nur der distale Teil ihres Körpers an das Hautepithel angedrückt erscheint und an Schnittpräparaten von den Ectodermzellen eingefaßt erscheint, wie dies aus den Fig. 89*a*, *b* und 90 klar zu ersehen ist. Diese und ähnliche Bilder berechtigen wohl zur Annahme, daß die Ausführungszelle keine Epithelzelle, sondern eine mesodermale Zelle ist, welche an das Epithel gepreßt wird und dessen Zellen auseinander drängt, um mit ihrem distalen Ende an die Oberfläche zu gelangen. Für diese Annahme spricht einerseits der Umstand, daß diese Zelle schon sehr frühzeitig tief in der Furchungshöhle liegt, anderseits, daß die Riesenzelle von dem Ectoderm durch eine mesodermale Schicht geschieden ist, daß die Ausführungszelle unmittelbar nach ihrer Verlötung mit der Riesenzelle den Charakter der angrenzenden Mesodermzellen zeigt, schließlich, daß sie nach Ausbildung des Ausführungskanals nicht mitten zwischen den Ectodermzellen liegt, sondern an dieselben nur angelehnt erscheint (Fig 89 *ausz*).

Trotzdem also das Verhalten bei andern Basommatophoren und bei Stylommatophoren für die ectodermale Abkunft der ausführenden Zelle spricht, konnten wir für dieselbe in den Befunden bei *Physa* keine überzeugenden Gründe gewinnen.

Im Gegenteil unsre Beobachtungen an dieser Form haben uns die Überzeugung aufgedrängt, daß das ganze Organ ein Derivat des Urmesoderms ist, wie es auch Rabl für *Planorbis* annimmt[1].

Nachdem wir die Frage nach der Beziehung der vier Urnieren-

[1] R. S. Bergh (Excretionsorgane der Würmer, '85) leitet den Trichter-Schlingen- und Endabschnitt der Anneliden-Nephridien aus dem Mesoderm ab.

zellen zu den Keimblättern erörtert haben, gehen wir zur Darstellung der weiteren Differenzierung des ganzen Organs über.

Es wurde oben hervorgehoben, daß die Hauptzelle, d. i. die sog. Riesenzelle, sich sehr zeitlich durch ihre ungewöhnliche Größe, den kolossalen, bläschenförmigen, mit reichem Chromatinnetz und großem Nucleolus versehenen Kern kennzeichnet. Da sich in dieser Zelle, wie Meisenheimer richtig angibt, die excretorische Funktion hauptsächlich konzentriert, so ist es ganz natürlich, daß in ihr der Excretionskanal zunächst zur Ausbildung gelangt. Man bemerkt die erste Andeutung desselben — einen hellen Spaltraum nahe an der Verbindungsstelle mit der Excretionszelle — gleichsam eine intercelluläre Vacuole, welche sich bald in das Zellplasma um den Kern herum an der Außenseite der Riesenzelle bogenförmig fortsetzt.

Von seiner Bildungsstätte aus dringt der Kanal nach entgegengesetzten Richtungen vor: proximalwärts in die zweite Excretionszelle und distalwärts in die Ausführungszelle. Es ist nicht ausgeschlossen, daß derselbe in der ersten unabhängig von demjenigen der Riesenzelle entstehen mag, in der letzteren aber bildet er sich ganz bestimmt unter ihrem Einfluß aus. Man sieht ihn anfänglich nur von der Kontaktfläche eine kleine Strecke weit ins Cytoplasma hineinragen, dann immer weiter nach auswärts vorrücken, bis er fast das auswärtige Ende der Zelle erreicht hat. Alsbald dehnt er sich gewaltig aus, so daß die ganze Zelle zu einer, eine riesige Vacuole enthaltenden Blase mit wandständigem Kerne sich umwandelt (Fig. 89*b*). An diesem Präparate bemerkt man zugleich, daß die riesig vergrößerte Ausführungszelle fast ganz in der Furchungshöhle liegt. Läge sie mitten unter den Ectodermzellen, so wären letztere sehr weit seitlich abgedrängt, was hier nicht der Fall ist.

Die Ansammlung von Flüssigkeit in der Ausführungszelle deutet darauf hin, daß die Excretion bereits im Flusse ist, bevor noch eine Ausmündungsöffnung gebildet wurde. Die letztere ist eben das Werk der Vacuole, durch welche das distale Ende der Zelle ausgedehnt und schließlich durchlöchert wird. Wir haben vor Jahren bei Spongilliden die Vacuolen als ein Mittel zur Bildung von Hautporen kennen gelernt, weshalb uns die soeben geschilderte Erscheinung bei *Physa* sofort klar wurde.

Der ausgebildete Excretionskanal hat eine charakteristische Gestalt, welche am besten aus Fig. 88, 99 zu ersehen ist. Seine Wände färben sich stark mit Fuchsin, desgleichen erhalten sie nach Behandlung mit Silbernitrat das Kolorit der Intercellularsubstanz.

Was schließlich die beiden Komponenten des inneren Armes, d. i. die zweite Excretzelle und die Wimperzelle, betrifft, so ist über die erstere nur so viel zu bemerken, daß sie sich auf späteren Stadien sehr stark in die Länge ausdehnt; die letztere höhlt sich in der Richtung des Armes nach Art einer Kragenzelle aus und erzeugt die langen Flagellen, welche in den Ausführungskanal der nächstliegenden Excretionszelle weit hineinreichen. Sie nimmt dabei eine seitlich komprimierte fächerförmige Gestalt an, bildet in ihrem Inneren einen mächtigen Flüssigkeitsraum aus, so daß ihr Plasma bloß auf eine napfartige Grenzschicht zwischen der Vacuole und den aus ihm ausstrahlenden Flagellen bildet. An dem vacuolenhaltigen Teile der Wimperzelle sitzen mehrere mesodermale Zellen kappenartig auf und verschmelzen mit der Wimperzelle so innig, daß man sie bei Herauspräparieren der Urniere nicht mehr trennen kann (Fig. 88). Es möchte somit scheinen, daß das proximale Armende der Urniere ein aus mehreren Excretzellen zusammengesetzter Excretionsapparat sei; dem ist aber entschieden nicht so, denn die mit der Wimperzelle eng verbundenen kleinen Zellen haben nur ihre Anheftung an die innere Leibeswand zu besorgen. Es gehören demnach zum Aufbau der fertigen Urniere nicht mehr als vier für alle Basommatophoren ganz typischen Zellen, wie sie zuerst von MEISENHEIMER klar aufgefaßt wurden.

Zu den oben hervorgehobenen morphologischen und physiologischen Eigenschaften dieser vier Hauptzellen möchte ich noch eine speziell für die Flimmerzelle charakteristische Eigenschaft hinzufügen, welche meines Wissens bisher noch nicht beobachtet wurde. Ich finde nämlich an ihrer äußeren Oberfläche auffallend lange und dabei sehr feine, geißelartige Fäden, welche in dem sie umgebenden freien Leibesraum zu flottieren scheinen. Sie setzen sich sogar auf den Wimperkanal fort. Als ich diese Geißeln an Sublimatpräparaten zum erstenmal beobachtete, glaubte ich sicher ein Kunstprodukt vor mir zu haben, etwa die Verschiebung der langen Flagellen der Wimperzelle durch das Messer. Da aber an mehreren Serien stets dasselbe Bild wiederkehrte, überzeugte ich mich, daß eine Täuschung ausgeschlossen ist und daß diese geißelartigen Fäden tatsächlich von der äußeren Wand der Wimperzelle ausgehen. Leider besitze ich augenblicklich weder ein entsprechend konserviertes, noch frisches Material, um mir die absolute Sicherheit über deren Natur zu verschaffen und das histologische Detail näher kennen zu lernen.

Die Existenz von Cilien bzw. Geißeln an der äußeren Wand der

Wimperzelle, die schon ohnehin einen mächtigen Schopf äußerst langer Flagellen[1] ausbildet, ist allenfalls eine sehr überraschende Erscheinung, welche eine nähere Beachtung verdient. In physiologischer Beziehung wäre die flimmernde Oberfläche der Wimperzelle leicht zu verstehen, es würde sich nämlich um eine Erneuerung der die Wimperzelle umspülenden Flüssigkeit handeln — und die ganze Vorrichtung dürfte den mehrzelligen Wimperapparat der Stylommatophoren ersetzen. Es mag noch hinzugefügt werden, daß einzelne Mesodermzellen feine Pseudopodien in die Umgebung der Wimperzelle ausschicken, welche wohl dieselbe physiologische Bedeutung haben könnten wie die Cilien, insofern sie einer pendelartigen Bewegung fähig wären.

Betreffs der sonstigen, an späteren Stadien besonders mit der Oberfläche der Riesenzelle mehr oder weniger innig verbundenen Zellen muß nachdrücklich hervorgehoben werden, daß sie nicht zu den funktionierenden Zellen der Urniere gehören, sondern daß es mesenchymatische Elemente sind, welche nur zu ihrer Befestigung, vielleicht auch zu ihrer Ernährung beitragen.

Die mesodermalen Elemente treten schon an sehr frühen Entwicklungsstadien mit den Nephroblasten in nähere Verbindung, sie umhüllen nämlich dieselben allseitig, jedoch verbleibt später nur ein Teil derselben mit dem ausgebildeten Organ dauernd verbunden.

Wir schließen die Darstellung der Entwicklung der Urniere mit einigen Bemerkungen über ihre Endschicksale ab. Die Funktionsperiode beginnt etwa am Stadium (Fig. 99), an dem bereits das Velum, der Fuß, die Radula, der Magendarm und die Schalendrüse ausgebildet ist und die Anlage des Enddarmes deutlich hervortritt. Mit dem Wachstum der Larve in der Längsachse geht auch das Wachstum der Urniere Hand in Hand, man bemerkt an den Übergangsstadien von der Larve zur fertigen Schnecke, daß der innere Arm eine enorme Länge erreicht hat, die Ausführungszelle gewinnt ebenfalls eine gestreckte, zylindrische Gestalt, während das Plasma der Riesenzelle immer mehr vacuolenhaltig erscheint, bis es ganz schwammig wird und das ganze Organ nach und nach dem Rückbildungsprozesse anheimfällt. Es wird immer blasser und undeutlicher, verschwindet aber nicht, sondern ist sogar in den letzten Degenerationsstadien bei der ausgebildeten Schnecke in seinen Hauptkonturen nachweisbar

[1] Diese Flagellen tingieren sich in Heidenhainscher Lösung schwarz, während die von der Oberfläche ausgehenden ungefärbt bleiben.

(Fig. 111). Nach Fol erhält sich die Urniere auch bei andern Pulmonaten noch lange nach der Anlage der bleibenden Niere, welcher Befund von Rabl ganz richtig als ein Beweis dafür angesehen wird, daß zwischen den beiden Organen keine genetische Beziehung besteht.

Genau wie bei *Physa fontinalis* entwickelt sich die Urniere bei der zweiten *Physa*-Art, d. i. *hypnorum*; bei beiden Formen ist sie ein rein mesodermales Gebilde. Da das fertige Organ, wie eingangs hervorgehoben wurde, bei allen Basommatophoren denselben typischen Aufbau zeigt, so glauben wir schließen zu können, daß ein morphologisch so einheitliches Gebilde sich auch in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung als ein solches erweisen wird, d. i., daß es sich aus derselben mesodermalen Anlage entwickelt. Für diese Ansicht finden wir in der mehrmals zitierten Arbeit Meisenheimers eine feste Stütze, denn, wenn auch dieser Autor sich für die ectodermale Abkunft der Urniere erklärt, so sprechen doch alle Figuren in seiner Arbeit, welche die späteren Entwicklungsstadien veranschaulichen, deutlich dafür, daß sie sich aus demselben Keimblatt und in derselben Weise wie bei *Physa* entwickelt.

In Erwägung des Umstandes, daß Rabl die Urniere der Tellerschnecke in analoger Weise vom Mesoderm ableitet und Holmes dessen Befunde der Hauptsache nach bei *Planorbis trivolvis* bestätigt, glauben wir für unsre obige Verallgemeinerung genügende Anhaltspunkte zu haben.

Wir hätten also, falls unsre Ableitung der Urniere für die ganze Basommatophorengruppe gültig ist, in der Pulmonatengruppe zwei embryologisch grundverschiedene Nierentypen zu unterscheiden, nämlich den mesodermalen Typus der Basommatophoren und den ectodermalen der Stylommatophoren. Der morphologische Gegensatz ist ebenfalls schwer auszugleichen, da, wie eingangs hervorgehoben wurde, die Urniere der letzteren Gruppe ein typisches Epithelrohr darstellt, während diejenige der ersteren aus einer einzelnen Reihe von durchbohrten Zellen zusammengesetzt ist. Meisenheimer ist indessen der Ansicht, daß die Kluft zwischen den beiden Bautypen sich doch überbrücken läßt. Für ihn besteht zwischen denselben insofern kein prinzipieller Unterschied, als die aus durchbohrten Zellen gebildete Urniere ebenfalls »als ein Epithelrohr aufgefaßt werden kann, dessen Zellen weit auseinander gerückt sind, so daß schließlich eine einzige Zelle rings das Lumen des Ganges umschließt, welcher somit stets intracellular bleibt«. Zur Stütze dieser Auffassung zieht Meisenheimer die Ausführungen Schäffers über

inter- und intracelluläre Tracheenbildung heran, sowie die öfters geäußerte Meinung, daß zwischen inter- und intracellulären Räumen kein prinzipieller Gegensatz zu bestehen braucht.

Man kann gegen diese Ausführungen an und für sich nichts einwenden. Im Gegenteil, wir können dieselben durch anderweitige, belangvolle Beispiele bestätigen. In verschiedenen Tierkreisen findet man Belege dafür, daß ein und dasselbe Organ — seien es Nephridien oder einfach Hautdrüsen — jene beiden Typen der histologischen Tektonik in sich vereinigt. So sind z. B. bei den Cestoden die größeren Stämme des Excretionsapparates mit einem wohl ausgebildeten Epithel versehen, während das Netzwerk von feineren Kanälen sich nur aus durchbohrten Zellen zusammensetzt. Dem gegenüber wird bei Turbellarien und Trematoden das gesamte Nierensystem intracellulär, bei den Nemertinen aber ist sowohl an den Hauptstämmen, wie an den Zweigen ein deutliches Epithel vorhanden. Es mögen hier ferner die vielzelligen Fußdrüsen vieler Malacostraken erwähnt werden, die in ihrer Struktur ebenfalls die beiden Bauprinzipien aufweisen. Dieses Zugeständnis wollen wir aber nicht zugunsten Meisenheimers ausnützen, wenn es sich um einen Beweis der morphologischen Gleichwertigkeit der Niere von Basommatophoren und Stylommatophoren handelt.

Wir müssen uns vor allem die Frage aufwerfen, ob diese Gleichwertigkeit so zu verstehen sei, daß sich aus der primitiven, intracellulären Urniere jener die komplizierten, epithelialen Nephridien dieser entwickelt haben, oder daß sich die beiden Nierentypen unabhängig voneinander ausgebildet haben?

Diese Frage ist durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ihrer Lösung keineswegs näher gebracht worden. Nachdem es sich nämlich herausgestellt hat, daß die beiden Typen sich aus verschiedenen Keimblättern aufbauen, ist die Wahrscheinlichkeit einer Einheitlichkeit der Nierenanlage in genetischer Beziehung noch geringer geworden. Denn obgleich es aus gewissen Angaben der Autoren, wie Fols, Wolfsons, Erlangers u. a. hervorzugehen scheint, daß die Urniere mehrerer Basommatophoren bald im ganzen Umfange, bald nur teilweise aus dem Ectoderm ihren Ursprung nimmt, so können wir diese älteren Befunde auf Grund unsrer eignen Erfahrung nicht für maßgebend halten und als Beweise jener genetischen Einheitlichkeit gelten lassen, wie dies Meisenheimer versuchte. Wir finden ferner auch in der Embryologie andrer Molluskengruppen, wie z. B. derjenigen von Proso- und Opisthobranchiern keine

festere Grundlage für die einheitliche Auffassung der beiden Nierentypen.

Im Gegenteil stoßen wir beim Vergleich ihrer Genese auf dieselben Gegensätze wie in der Pulmonatengruppe. So werden bei den Opisthobranchiern die sog. Nephrocysten, welche gewiß von einem Teile der Beobachter mit der Anlage der definitiven Niere verwechselt wurden, bald aus dem Ectoderm (Heymons, *Umbrella*), bald aus dem Mesoderm (Trinchese, *Doto*, *Ercolania* usw.), bald aus beiden zugleich (v. Erlanger, '94) abgeleitet. Insofern die betreffenden Beobachtungen sich auf das sog. »Analorgan« beziehen, welches nach den umfassenden Untersuchungen Mazzarellis ('95) nichts andres als die Anlage der bleibenden Niere ist, gehören sie nicht hierher. Es ist aber in einzelnen Fällen sehr schwer zu entscheiden ob sich die Angaben der Autoren auf ein larvales oder ein definitives Excretionsorgan beziehen, wie dies aus den Kontroversen zwischen v. Erlanger und Mazzarelli einerseits und Heymons anderseits hervorgeht.

Ganz dieselbe Verwirrung herrscht in bezug auf die Ableitung der Larvalniere der Prosobranchier. So wird sie z. B. von Conklin bei *Crepidula* aus dem zweiten Quartett abgeleitet, während sie v. Erlanger bei *Bythinia* teils aus dem Ectoderm, teils aus dem Mesoderm herleitet. Schließlich herrscht auch bezüglich der Ableitung der larvalen Nieren der Lamellibranchier keine einheitliche Auffassung. Denn während Hatschek ('80) bei *Teredo* und Staufacher ('97) bei *Cyclas* dieses Organ aus dem Ecto- und Mesoderm ableiten, leitet es Meisenheimer ('01) bei *Dreissensia polymorpha* ausschließlich aus dem Ectoderm ab.

Aus dieser kurzen Andeutung des heutigen Standes der Frage nach der Ableitung der Larvalniere in einzelnen Molluskengruppen geht klar hervor, daß die Homologisierung der typischen Urniere der Pulmonaten mit ähnlichen Gebilden der Proso- und Opisthobranchier[1] noch nicht bald wird streng durchgeführt werden können, was bereits von andern Autoren (Meisenheimer, Casteel, '04) hervorgehoben wurde. Bei der mangelhaften Kenntnis ihres Ursprunges, ihrer Funktion und ihrer Endschicksale, können selbstverständlich alle Versuche, die gegenseitigen Beziehungen aufzuklären, nur einen hypothetischen Wert haben.

[1] Mazzarelli vermutet, daß die aus einer einzigen Zelle bestehende Urniere der *Opisthobranchier*-Larven mit der Riesenzelle in den Urnieren der Basommatophoren verglichen werden kann. Refer. Zool. Centralbl. 1905. Nr. 67.

Wie schwankend noch derzeit die Basis für eine strenge Homologisierung ist, beweist unter anderm der Umstand, daß Casteel ('04) neulich die Vermutung ausspricht, daß die sog. Nephrocysten der Opisthobranchier, welche einen ganz andern Bau zeigen, als die Urnieren andrer Gruppen, als rudimentäre Gebilde aufzufassen seien, wofür die frühzeitige Funktionierung der Anlagen der definitiven Nieren spricht. Er folgert daraus weiter, daß sie gegenwärtig bloß die Verstärkung der Anlagen der definitiven Niere zu bilden haben und daß somit eine echte Larvalniere den Opisthobranchiern völlig mangelt.

Betreffend die Phylogenie darf nicht unerwähnt bleiben, daß Meisenheimer die Urniere der Mollusken mit den Endzellen des Wassergefäßsystems der Plathelminthen vergleicht und in der ganz überraschenden Ähnlichkeit beider Gebilde ein neues Moment für die Ableitung der Mollusken von turbellarienähnlichen Vorfahren erblickt.

Solange wir indessen das Verhältnis der Molluskenurniere zur Kopfniere der Chätopodenlarven nicht kennen, solange wir nicht einmal wissen, ob zwischen dem Excretionsapparat der Anneliden und der Plathelminthen irgend welcher Zusammenhang besteht, halten wir derartige Spekulationen für unfruchtbar.

Bezüglich der sog. »Nuchalzellen«, welche wir nach den Befunden bei *Physa* als ein larvales Excretionsorgan ansprechen, verweisen wir auf das nachfolgende Kapitel.

c) Bemerkungen über die sogenannten »Nuchalzellen«.

Bei mehreren Süßwasser-Gastropoden (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Paludina*, *Bythinia*, *Ancylus*) wurde eine scharf umschriebene Zellengruppe in der Nackengegend der Larve beobachtet, über deren morphologische und physiologische Bedeutung man noch immer völlig im unklaren ist, trotzdem sie bereits im J. 1862 von Lereboullet entdeckt und im Laufe der Zeit von mehreren Forschern (Lankester, Wolfson, Fol, Rabl, Sarasin, v. Erlanger) näher untersucht wurde. Die Bezeichnung »Nuchalzellen« rührt von Fol ('83) her, der diese rätselhafte Zellengruppe bei drei Formen (*Planorbis, Ancylus, Lymnaeus*) genauer studierte und mit Rücksicht auf ihre Lage in der Nackengegend als »Cellules nucales« bezeichnete. Derselbe leitet sie zwar aus dem Ectoderm ab, scheint sie aber doch als mesodermale Elemente aufzufassen, denn in der Tafelerklärung werden sie einfach als »ein Haufen mesodermaler Zellen« angeführt. Über ihre Endschicksale fehlen überhaupt zuverlässige Angaben. Nach

Fol dürften die Nuchalzellen keinem speziellen Organe den Ursprung geben, sondern sich wahrscheinlich mit mesodermalen Elementen mischen und wie diese zu verschiedenen Zwecken verwendet werden. Im übrigen vermutet er in denselben ein rudimentäres Organ.

Bei *Paludina* sind es nach v. Erlanger rundliche oder unregelmäßig polygonale mit einem oder mehreren Kernen und einem sehr deutlichen Nucleolus versehene Zellen, welche alle übrigen Zellen des Embryos an Größe übertreffen. In der Nähe ihrer Kerne kondensiert sich eine stark färbbare plasmatische Substanz. Sie sollen sich schließlich in der Leibeshöhle zwischen einzelnen Organen ausbreiten und schließlich denjenigen Bindegewebszellen entsprechen, welche Brock als »Plasmazellen« beschrieben hat. Als ectodermale Elemente unterscheiden sie sich sodann ganz scharf von den gewöhnlichen mesodermalen Bindegewebszellen. Es wären also Mesenchymzellen, die aber sonderbarerweise vom Ectoderm, namentlich vom hinteren Rande des Velums, entspringen sollen.

Weil sie vom Velum aus und gerade zu einer Zeit entstehen, wo die Resorption desselben beginnt, glaubt sie v. Erlanger mit dem letzteren in einen causalen Zusammenhang bringen zu sollen. Wie er sich aber diesen Zusammenhang vorstellt, ist wirklich schwer zu enträtseln.

Bei *Physa* kommen ebenfalls ganz ähnliche Nuchalzellen vor, wie bei den oben erwähnten Formen. Sie erscheinen bereits auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe der Larve, zu einer Zeit, wo die Radula erst kaum angedeutet und die Einstülpung der Schalendrüse noch ziemlich flach ist. Man bemerkt dazumal unmittelbar an den dorsalen Rändern der beiden Scheitelplatten größere Zellen in Längsreihen nach vorn und gegen die Medianebene ziehen. Von den angrenzenden Mesodermzellen unterscheiden sie sich schon jetzt sowohl durch ihre bedeutendere Größe, als auch durch ihre mächtig entwickelten, körnchenreichen Nuclei, sowie durch ihr dichtes, helles Plasma. Sie beginnen bald sich stark zu vermehren und erreichen am Stadium Fig. 120 die maximale Zahl und Größe. In Fig. 113 sehen wir sie in einem Halbkreise über dem Schlunde verteilt und von dem inneren Arm der einen Urniere bis zu demjenigen der andern ausgebreitet. Am Stadium, dem diese Figur entnommen wurde, ist aber diese Gruppe verhältnismäßig noch schwach ausgebildet, denn die Zahl und Größe der Nuchalzellen steht im geraden Verhältnisse zum Alter der Larve. An Stadien, wo die Torsion begonnen hat, scheinen dieselben die stärkste Entwicklung zu erreichen und von

den hinteren Rändern des Velums auszugehen, weshalb sie v. Erlanger direkt aus dem letzteren ableitet. Indessen breiten sie sich noch weit unter den Scheitelplatten seitwärts und nach vorn aus. Sie verbleiben in der Nackengegend bis zur Ausbildung der Schnecke und fallen dem Beobachter schon an den unmittelbar vorhergehenden Stadien, an denen sie bereits in dichten Reihen auftreten, sofort auf, Fig. 106, während sie bei ganz jungen Larven leicht übersehen werden können. Diesem Umstande ist zuzuschreiben, daß man nach ihrem Ursprung erst an solchen Stadien geforscht hat, wo sie bereits stark entwickelt und sogar zum Teil in Rückbildung begriffen sind.

Bei *Physa* sind mir zwar ihre Mutterzellen unbekannt geblieben, aber es unterliegt keinem Zweifel, daß sie dem sekundären Mesoderm entstammen, aus dessen Derivaten sie sich sehr zeitlich zu differenzieren beginnen. Ihre Anlage ist paarig, erst bei der späteren Entwicklung treffen die beiderseitigen Gruppen in der Medianlinie zusammen, um eine einzige Zellplatte zu bilden, Fig. 119, 120. Eine genetische Beziehung der Nuchalzellen zum Velum und zum Ectoderm der Scheitelplatten ist absolut ausgeschlossen.

Wie schon Fol für andre Formen richtig voraussetzt, bilden sie auch bei *Physa* keine Organanlage. Über ihre Funktion während des Larvenlebens lassen sich aber leider nur Vermutungen aufstellen. Ihre Lage in der Nackengegend in unmittelbarer Nachbarschaft der inneren Nierenarme, wo eine große Quantität der Leibesflüssigkeit angesammelt ist, führt auf den Gedanken hin, daß sie vielleicht, neben den Urnieren, mit der Excretion betraut sind. Dafür würde sonst der Umstand sprechen, daß man in denselben oft große Vacuolen und glänzende Körnchen findet und daß ihre stärkste Vermehrung in einer Phase stattfindet, wo die Urnieren zu atrophieren beginnen.

Was ihre Endschicksale betrifft, kann ich mich den Vermutungen v. Erlangers und Fols nicht anschließen, nach welchen die Nuchalzellen sich schließlich zerstreuen und die Rolle von Mesodermelementen übernehmen. Für eine solche Annahme fehlen bei *Physa* jedwede Anhaltspunkte. Denn es wurden diese Zellgruppen an ihrer ursprünglichen Stätte, in der Nackengegend, bis zum Ausschlüpfen der Schnecke beobachtet. Einige wenige rücken etwas tiefer oder gelangen in den Hohlraum zwischen den beiden Mantelblättern. Je älter aber die Larve ist, desto auffallender wird die Metamorphose, welche die Nuchalzellen binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit erleiden. Sie erreichen nämlich infolge der Ausbildung von Vacuolen eine wahrhaft riesige Größe, wobei ihr Plasma zu einem weiten streifigen

Mantel ausgedehnt und der Kern ganz an die Oberfläche weggedrängt wird. Einige sehen schließlich stark aufgebläht aus, andre geschrumpft oder zum Teil aufgelöst, von andern sind nur noch die Kerne mit einem Überrest von Plasma erhalten. Wir haben hier offenbar das Bild eines Rückbildungsprozesses vor uns, dessen Anfangsstadien uns Fig. 117*b* und die Endstadien Fig. 117*a* veranschaulicht. Man bemerkt, daß in der letzteren drei Zellen zusammengeballt und von mehreren ganz kleinen Bindegewebszellen umgeben sind; je weiter die Degeneration fortschreitet desto zahlreicher sieht man diese kleinen Zellen um die Trümmer der Nuchalzellen geschart. Es hat den Anschein als wenn hier eine Phagocytose im Spiele wäre.

Nach den bisherigen eignen Beobachtungen kann ich nicht entscheiden ob diese metamorphotischen Elemente sich noch erholen oder aber ganz zugrunde gehen. Die letztere Alternative erscheint jedoch wahrscheinlicher, weil man diese charakteristische Gruppe von Zellen bei ausgeschlüpften Schnecken nicht mehr nachweisen kann.

Sehr bezeichnend für das ultimäre Verhalten der Nuchalzellen ist der Umstand, daß ihre Metamorphose mit der Rückbildung der Urnieren gleichen Schritt hält. Man kann aber aus dem Zusammentreffen dieser Erscheinungen keinen Schluß über die wechelseitigen Beziehungen der beiden larvalen Organe ableiten.

Nach den Befunden bei *Physa* unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die Nuchalzellen keine Organanlagen, sondern vorübergehende Bildungen sind, entweder larvale Organe oder Rudimente irgend welcher definitiver Organe. Für die Entscheidung dieser Alternative fehlen uns zurzeit spezielle Beobachtungen, insbesondere aber über ihre Funktion. Sind es Exkretionsorgane oder aber Zellen, welche gewisse Reservestoffe in sich aufspeichern, um sie in einer bestimmten Phase an andre Zellen oder an Organe abzugeben? Wir haben zwar oben auf die Lage der Nuchalzellen in unmittelbarer Nachbarschaft der Wimperzellen der beiden Urnieren hingewiesen, ferner auf die Ausbildung von Vacuolen und glänzenden Körnchen, alle diese Befunde sind aber kaum ausreichend, um ihre excretorische Funktion nachzuweisen. Desgleichen läßt sich ohne Analyse des Inhaltes ihrer Vacuolen über ihre nutritive Tätigkeit eine, nur einigermaßen begründete Vermutung aussprechen.

Mit den Urnieren stehen die Nuchalzellen in keiner genetischen Beziehung; sie entstehen nach unsrer Beobachtung aus dem sekundären Mesoderm, während die ersteren aus dem primären ihren Ursprung nehmen.

Unsres Wissens sind die Nuchalzellen bei den Landpulmonaten gar nicht beobachtet worden, bei den Süßwasser-Gasteropoden verteilen sie sich auf zwei Gruppen: auf die Pulmonaten (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Physa*) und auf die Prosobranchier (*Paludina*, *Bythinia*). Wenn wir uns bei den marinen Prosobranchiern nach ähnlichen Gebilden umsehen, so können wir wohl nur in den äußeren Nieren der letzteren analoge Organe erblicken, welche fast dieselbe Lage haben.

Mit Rücksicht auf ihren mesodermalen Ursprung bei *Physa* und auf ihre Lage innerhalb der Leibeshöhle, könnte man vielleicht die Nuchalzellen eher mit den sog. »Nephrocysten« (*Trichense*) der Opisthobranchier in Parallele bringen. Leider aber sind diese Organe auch noch zu wenig bekannt, um sich aus dem Vergleich mit denselben irgend welches Urteil über die Natur unsrer Nuchalzellen ausbilden zu können.

Wo wir also bei den Gasteropoden den Vergleich versuchen, stoßen wir überall auf den Mangel sicherer Beobachtungen über die Herkunft, Funktion und Endschicksale der als larvale Excretionsorgane angesprochenen Gebilde. Er kann uns also zur Lösung unsrer Frage wenig verhelfen.

Die Nuchalzellen wurden bisher bald bei den Sinnesorganen (v. Erlanger), bald beim Mesoderm (Fol) behandelt. Sie gehören weder in das eine noch in das andre Kapitel, deshalb haben wir sie in einem besonderen Abschnitte behandelt. Allenfalls sind es (wenigstens bei *Physa*) nur vorübergehende Bildungen, deren Rolle im Larvenleben nicht ganz unwichtig zu sein scheint, wofür ihr frühzeitiges Erscheinen, ihre starke Entwicklung und ihre schließliche Metamorphose spricht, deren Bedeutung uns freilich bisher verborgen geblieben ist.

Es stellt sich aus dem Obigen heraus, daß die Nuchalzellen in jeder Beziehung eine viel größere Aufmerksamkeit verdienen, als man ihnen bisher gewidmet hat, trotzdem Fol ('80) versichert, schon seit langer Zeit ihren Ursprung und ihre Rolle aufgeklärt zu haben. Er betrachtet sie nämlich als Rudimente eines Organs, welches ehemals eine wichtige Rolle gespielt haben mochte. In welche Kategorie von Organen diese Rudimente gehören könnten, darüber gibt er uns leider keinen Aufschluß, und, wie eingangs hervorgehoben wurde, hat keiner der bisherigen Beobachter über ihre Endschicksale direkte Beobachtungen angestellt.

19. Definitive Organe.

a) Das Nervensystem.

Alle Beobachter, die sich mit der Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane bei den Mollusken speziell befaßt haben, wie z. B. T. Schmidt ('91), A. P. Henchman ('90), v. Erlanger ('91) u. a., sowie diejenigen, die über dieselbe nur gelegentliche Beobachtungen gemacht haben, sind darüber einig, daß das centrale Nervensystem der Mollusken seinen Ursprung dem Ectoderm verdankt. Es wird im allgemeinen angenommen, daß die Cerebralganglien aus den beiden Scheitelplatten, sei es durch Verdickung und Wucherung oder durch Einstülpung des Epithels entstehen. In ähnlicher Weise sollen sich die Anlagen der Pedal- und Visceralganglien als Wucherungen des Epithels des Fußes frühzeitig loslösen.

Die ältere Angabe Bobretzkys ('76) über den Ursprung des Nervensystems von *Fusus* aus dem Mesoderm wurde bereits von Rabl ('79) entschieden zurückgewiesen und v. Erlanger ('91) suchte dieselbe durch direkte Beobachtungen zu widerlegen. Trotzdem die Ableitung Bobretzkys den neuesten Untersuchungen gegenüber ganz verkehrt erscheint und trotzdem sie nicht auf unumstößlichen Beweisen beruht, dürfte sie doch vielleicht nicht ganz unberechtigt sein, denn wir finden weder in den Ausführungen Rabls noch in den Beobachtungen v. Erlangers ganz überzeugende Gründe für ihre absolute Unrichtigkeit. Namentlich geht aus Fig. 10, Taf XXXII v. Erlangers nicht zweifellos hervor, daß es ectodermale Zellen sind, die sich senkrecht zur Oberfläche des Epithels teilen und dessen Wucherung beweisen sollen.

An meinen Präparaten bemerke ich oft sehr zahlreiche Mitosen im Epithel der Scheitelplatten, schließe aber aus der Richtung der Teilspindeln, daß es sich bei dieser Teilung nur um Vergrößerung der Oberfläche der Scheitelplatten, nicht aber um eine Verdickung derselben handelt. Ich sehe überhaupt an Stadien, wo die letztere nach Angabe der Autoren vorkommen soll, daß die Zellen der Scheitelplatte zwar höher sind, daß aber ihre Dicke durch dicht angelagertes sekundäres Mesoderm verursacht wird.

Die Feststellung dieser Tatsache sowohl an Totalpräparaten als auch an Schnitten erweckt gewisse Zweifel gegen die Genauigkeit derjenigen Beobachtungen, nach denen das centrale Nervensystem ausschließlich aus dem Ectoderm seinen Ursprung nehmen soll; denn sie stützen sich zum großen Teile nur auf die Fest-

stellung der Verdickung der Scheitelplatten, ohne für die Art und Weise, wie dieselbe zustande kommt, positive Beweise zu erbringen.

Nach unsern Beobachtungen könnten wir die Beteiligung des Mesoderms an der Bildung der Ganglien nicht absolut ausschließen, halten somit die Frage nach ihrer Herkunft noch immer für offen. Für diese Beteiligung erklärt sich außer Bobretzky und Bütschli ('77, *Paludina*) auch Fol ('80). Letzterer hält die Diskussion über Ursprung des Centralnervensystems für überflüssig, sobald es sich herausstellt, daß ectodermale Zellen in die Furchungshöhle auswandern. Sie wäre auch bei solchen Formen als gegenstandlos zu betrachten, bei denen sich ein Ectomesoblast ausbildet, weil dessen Vorkommen schon an und für sich gegen den prinzipiellen Gegensatz zwischen dem Ecto- und Mesoblast spricht.

Wir hegen die Überzeugung, daß es sich bei genauer Untersuchung herausstellen wird, daß diese älteren Angaben wenigstens teilweise berechtigt sind. In derselben bekräftigt uns eine neuere Angabe der A. Henchman, nach der die Ganglienzellen bei *Limax maximus* an frühen Entwicklungsstadien von Mesodermzellen kaum zu unterscheiden sind, was uns auch bei *Physa* oft aufgefallen ist.

Was die Scheitelplatten selbst betrifft, aus deren Material die Cerebralganglien, die Mundtentakel und Augen sich ausschließlich entwickeln sollen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie sich wesentlich aus dem Vorderarme und den Seitenarmen des Kreuzes aufbauen und daß außer den Intermedialzellen sonst keine andern Elemente an ihrer Bildung teilnehmen. Die Einstülpung der Scheitelplatten, genau über den großen Velarzellen, haben wir auch bemerkt und ihren Zusammenhang mit großen Mesodermzellen festgestellt, es konnte aber nicht ermittelt werden, in welcher Beziehung sie zu den Cerebralganglien stehen.

Über die Entwicklung der Sinnesorgane hätte ich zu den Beobachtungen meiner Vorgänger nichts Wesentliches beizufügen. Die Augen- und Otolithenblase erscheinen bei *Physa* fast gleichzeitig. Die Einstülpung der ersteren konnte an Schnitten (Fig. 114) ganz sicher in ihren einzelnen Phasen verfolgt werden. Nachdem sie sich zu einem Bläschen umgebildet hat, bemerkt man in dem reduzierten Lumen derselben eine stark färbbare Substanz, die kein Eiweiß zu sein schien. Über die Einstülpung der Otolithenblase konnte ich ebensowenig wie meine Vorgänger eine Sicherheit erlangen. Nach A. Henchman und Meisenheimer entsteht sie bei *Limax* durch Einwucherung, wenngleich der letztere die Stelle, von

der aus das Epithel einwuchert, nicht anzugeben vermag. Die Tentakel und Mundlappen entstehen ganz bestimmt aus den Scheitelplatten als einfache Auswüchse derselben.

b) Darmkanal.

Die Entwicklung des Darmkanals bei den Gasteropoden wurde bereits von so vielen und zum Teil tüchtigen Forschern eingehend untersucht, daß eine erneuerte Behandlung dieses Themas bei einer einzelnen Form nur durch besondere Umstände veranlaßt werden kann. Für mich bildeten die nächste Veranlassung die Befunde Meisenheimers ('98, '03) bei *Limax* und *Dreissensia*, nach denen der ganze Darm vom After bis zur Einmündung in den Magen aus einer Einstülpung des Ectoderms entsteht. Eine weitere Veranlassung hat die Feststellung der Tatsache geboten, daß trotzdem die Entwicklung des ganzen Darmkanals von *Physa* in auffallend übereinstimmender Weise mit *Planorbis* (Rabl) vor sich zu gehen schien, dennoch an keinem meiner Präparate eine derartige Ausstülpung der hinteren Mitteldarmwand nachgewiesen werden konnte, wie sie Rabls Figuren 24*A*—26*A* zeigen. Es war also im vorhinein zu erwarten, daß diesbezüglich die Verhältnisse bei *Physa* anders liegen müssen. Mein Hauptaugenmerk richtete sich also in erster Linie auf die Genese des Enddarmes. Da aber bei der Verfolgung derselben selbstverständlich auch andre Vorgänge sowohl am Darmkanal selbst, als auch am ganzen Keime mit berücksichtigt werden mußten, so wurden meine Untersuchungen auf den ganzen Darmkanal ausgedehnt.

Indem wir nun zur Darstellung unsrer Beobachtungen schreiten, wollen wir uns zunächst über die erste Anlage der Hauptbestandteile des Darmtractus an dem in Fig. 92*a* abgebildeten Stadium im allgemeinen orientieren. Dasselbe ist bereits mit wohl entwickelter Kopfblase (*Kb*), stark vortretenden Scheitelplatten (*Sp*), einem noch schwach entwickelten Velum (*V*), einer kaum angedeuteten Schalendrüse (*sd*), einem deutlich vorgewölbten Fußhöcker (*p*) und mit einem bis auf eine feine Öffnung reduzierten Blastoporus versehen. Die inneren Organisationsverhältnisse eines solchen Stadiums veranschaulicht am besten ein medianer Längsschnitt (Fig. 92*b*).

Das Entoderm bildet bereits einen mächtigen Sack, welcher fast die ganze Furchungshöhle ausfüllt und dessen rundliches Lumen durch einen feinen, kurzen Kanal mit der Außenwelt kommuniziert. Die Wandungen dieses Sackes bestehen aus den wohlbekannten Eiweißzellen. Die Reste des Dotters sind nur noch in

ihren peripheren Teilen enthalten, von denen plasmatische Fortsätze gegen das Ectoderm ausgezogen sind, die längsten derselben sind zwischen den flachen Zellen der Kopfblase und der oberen Wand des Entodermsackes ausgespannt, die kürzesten an derjenigen Stelle, wo die beiden Urmesodermzellen samt ihren Mikromeren liegen (vgl. Fig. 81). Daselbst ist auch die hintere Partie der Archenteronwandungen anders beschaffen, nämlich aus gewöhnlichen Cylinderzellen zusammengesetzt, in denen wohl kleine Tropfen Eiweiß aber nie größere Vacuolen vorkommen.

Wir bezeichnen diese Partie mit Rabl als »Darmplatte oder kleinzellige Darmwand« und heben gleich hervor, daß sie für die spätere Differenzierung des Darmkanals von hoher Wichtigkeit ist. Sie hat an unserm Stadium einen noch sehr geringen Umfang, im Längsschnitt ist sie etwa zwei bis fünf Zellen breit.

Nach Rabl entsteht die Darmplatte aus den Abkömmlingen der Makromeren, welche ihre ursprüngliche, körnige Beschaffenheit bewahren; nach unsern Beobachtungen ist dies nicht ganz richtig, denn ein Teil dieser Abkömmlinge verbindet sich mit dem hinteren Kreuzarme *D*, so daß nur einige derselben in die Zusammensetzung der Platte eingehen, welche somit, wie weiter unten gezeigt werden soll, einen Zuwachs seitens des vierten Quartetts erhält.

Zwischen der Darmplatte und dem Ectoderm liegen median die beiden hinteren Makromeren des Mesoderms und über denselben gegen die Basis der Kopfblase zu ein aus ungleich großen Zellen gebildeter Strang, welcher gleichsam die Fortsetzung der Platte gegen das Ectoderm zu bilden scheint (*ed*). Es ist dies die erste Anlage des Enddarmes. Bei *Planorbis* liegt genau an derselben Stelle eine von Rabl[1] als »solider Strang oder Darmplattte« bezeichnete Zellgruppe (Fig. 5), nur sind hier die Makromeren des Mesoderms über statt unter derselben eingezeichnet.

Wenn wir jetzt dem Blastoporus und Schlund unsre Aufmerksamkeit zuwenden, so bemerken wir, daß der erstere an diesem Stadium zu einer feinen Öffnung reduziert, der letztere kurz und aus kleinen Zellen zusammengesetzt ist, welche sich von den Eiweißzellen scharf abheben. Aus dieser allgemeinsten Orientierung in den Organisationsverhältnissen des soeben besprochenen Stadiums folgt, daß dessen Darmkanal bereits seine drei typischen Bestandteile mehr

[1] Vgl.: Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von *Planorbis*. Wien 1880.

oder minder deutlich erkennen läßt. Am weitesten ist die Differenzierung des Mitteldarmes vorgeschritten, der bereits in voller Funktion begriffen ist und dessen Höhlung mit Eiweiß vollgefüllt ist. Der Vorderdarm wird erst durch ein kurzes Rohr repräsentiert, an dessen Eingang bereits eine Flimmerung zu bemerken ist. Der Hinterdarm ist aber nur durch eine kleine Zellgruppe (*ed*) angedeutet, deren Bestimmung jetzt noch gar nicht klar ist, da sie sich erst viel später zu einem deutlichen Rohre differenziert.

Wir wollen nun die Darstellung der weiteren Differenzierung mit dem Vorderdarme und zwar zunächst mit dem Stomodäum beginnen. Letzteres entsteht genau an der Stelle des Blastoporus, der sich nie gänzlich schließt und in derjenigen Phase, wo die Ausbildung des bleibenden Mundes beginnt, unmittelbar hinter dem Velum liegt, von welchem es nur durch eine einzige Reihe kleiner, von $2b^{221}$ herstammender Zellen[1] abgegrenzt wird. An diese schließen sich seitwärts die Zellen des dritten Quartetts an. Die vordere Wandung des Blastoporus bilden die Zellen $2b^{2221}$, $2b^{2222}$, die einzigen unter den sogenannten Stomatoblasten, welche ihre ursprüngliche Lage unverändert bewahrt haben. Da sie auch fernerhin bis zur Ausbildung der Larve in derselben verbleiben und dabei nicht nur eine charakteristische histologische Beschaffenheit gewinnen, sondern auch Flimmern ausbilden, so dienen sie als vorzügliche Anhaltspunkte beim Studium der weiteren Differenzierung des Stomodäums und des Oesophagus. Die seitlich an dieselben anstoßenden Zellen gehören dem dritten Quartett an, es läßt sich aber ihre Descendenz nicht mehr genau feststellen. Nach hinten wird der Blastoporus von schmalen, wahrscheinlich ebenfalls dem dritten Quartett angehörenden Zellen begrenzt. Zu beiden Seiten desselben erheben sich hügelartige, ectodermale Wülste, die zum größten Teil aus den Descendenten von $2a^{2211}$, $2a^{2212}$ und $2c^{2211}$, $2c^{2212}$ und ihren nächsten Nachbarn im zweiten Quartett bestehen. Sie werden vorn und hinten von kleinen, dem dritten Quartett entstammenden Zellen streifenartig umsäumt und in der Medianebene durch eine tiefe, ebenfalls aus schmalen Zellen des dritten Quartetts gebildete Furche voneinander getrennt (Fig. 75). Indem sie an den allernächsten Stadien rasch an Größe zunehmen, fließen sie schließlich in einen einzigen Ectodermwulst zusammen, welcher von dem Fußhöcker

[1] Unter den Descendenten dieser Zellen spielt bei *Thalassema* (Torrey) $2b^{2212}$ eine sehr wichtige Rolle als Oesophagoblast, bei *Physa* gehen sie gar nicht in die Bildung des Vorderdarmes ein.

durch eine Furche deutlich abgegrenzt erscheint und den gemeinschaftlichen Ausgangspunkt für die Bildung des Stomodäums, des Oesophagus und der Radulatasche bildet.

Bevor wir die Differenzierung dieser drei Bestandteile des Vorderdarmes näher ins Auge fassen, wollen wir vorerst einen Blick auf den primären Schlund werfen. Bei der Darstellung des Gastrulationsprozesses wurde über die Endschicksale aller derjenigen kleinen Zellen, welche die Entodermplatte umsäumen, speziell berichtet und hervorgehoben, daß eine bedeutende Anzahl derselben mit ihr eingestülpt und schließlich bei der Zusammenschnürung der Blastoporuslippen nach vorn und in die Tiefe verschoben wird. Man überzeugt sich nun an Schnitten durch entsprechende Stadien, daß diese Zellen mitsamt den nachrückenden Descendenten der vorderen Quadranten des dritten Quartetts (*a* und *b*) hauptsächlich den primären Schlund konstituieren. Die meisten derselben lassen noch jetzt ihre Herkunft an ihren chromatinreichen Kernen erkennen, es ist aber unmöglich ihre Descendenz im einzelnen zu verfolgen. Dies wäre auch ganz zwecklos, nachdem es sich herausgestellt hat, daß ihre Endschicksale dieselben sind. Wir haben nämlich nach genauen Beobachtungen an einer ganzen Reihe von Schnittserien die feste Überzeugung gewonnen, daß keine von den Zellen, welche die Entodermplatte während ihrer Einstülpung umrahmen, an der Bildung des primären Entodermsackes wesentlich beteiligt ist. Denn es läßt sich einerseits zwischen denselben und den charakteristischen großen Eiweißzellen stets eine ganz scharfe Grenze ziehen (Fig. 91), anderseits wurde niemals ihre direkte Umwandlung in die letzteren beobachtet.

An bedeutend späteren Stadien, wann sich die kleinzellige Darmplatte ventralwärts bis zur Einmündungsstelle des Oesophagus ausgedehnt hat, gehen ihre Elemente ohne deutliche Grenze in diejenigen des Oesophagus über, wie dies aus dem Schnitte Fig. 95 *a*, *b* leicht zu ersehen ist.

Es ist also leicht erklärlich, wenn Autoren, welche nur diese älteren Stadien berücksichtigen, keine deutliche Grenze zwischen dem ectodermalen Oesophagus und dem entodermalen Mitteldarm sehen[1]. Sie läßt sich tatsächlich, namentlich an der Ventralseite,

[1] Rabl '79 läßt es unentschieden, ob das Epithel des Oesophagus dem Ectoderm oder aber dem Entoderm entstamme. Nach Meisenheimer ist bei *Limax* die dorsale Wand des Oesophagus rein ectodermal, die ventrale nur zum Teil ectodermal und an den Seiten gehen die beiden Keimblätter ineinander über.

histologisch kaum scharf ziehen, dürfte aber doch in physiologischer Hinsicht bestehen.

Wir haben auf die Erforschung der Endschicksale der kleinen Derivate des zweiten und dritten Quartetts deshalb ein großes Gewicht legen zu müssen geglaubt, weil jene nach der allgemein gültigen Auffassung über ihre Beziehung zu den Keimblättern entscheiden.

Aus unsern Beobachtungen hat sich nun ergeben, daß sie in der Bildung des Oesophagus aufgehen, welchen wir als eine rein ectodermale Bildung betrachten; aus diesem Grunde wären sie somit als ectodermale Elemente aufzufassen. Da es sich aber aus den Angaben andrer Autoren ergibt, daß ein Teil des Oesophagus entodermale Elemente enthalten dürfte, so könnte man dieselben Elemente bei andern Formen auch als entodermale ansehen. Man könnte sie sogar bei *Physa* als solche betrachten, weil sie sich schließlich an der Einmündungsstelle des Oesophagus in den Entodermsack ansammeln und weil von dieser Stelle aus später eine Proliferation von Zellen stattfindet, die zur Vergrößerung des Mitteldarmes beitragen, welcher als eine rein entodermale Bildung gilt. Es stellt sich also heraus, daß die Endschicksale einzelner Blastomeren über ihre Beziehung zu den Keimblättern keinen sicheren Aufschluß zu geben vermögen, so lange über den Ursprung der einzelnen Organe widersprechende Ansichten herrschen.

Nach diesem Exkurs kehren wir zu den Ectodermwülsten zurück, welche den Blastoporus von hinten und von den Seiten umgeben und von denen, wie bereits erwähnt, die Differenzierung des Oesophagus, des Stomodäums und der Radulatasche ausgeht. Man bemerkt unter denselben schon sehr frühzeitig eine starke Lage von Mesodermzellen, welche sich auch auf den primären Schlund bis zur Einmündungsstelle desselben in den Eiweißsack erstreckt. Diese Zellen gehören ausschließlich dem sekundären Mesoderm an, welches die ganze Muskulatur des Vorderdarmes liefert. Der ganze Vorgang der Differenzierung des letzteren wird gewöhnlich auf eine einfache Einstülpung des Ectoderms zurückgeführt. Nach unsern Beobachtungen an *Physa* läßt sich weder der Ringwall des Stomodäums noch die Anlage der Radulatasche und die Bildung des Oesophagus durch einfache Einstülpungsvorgänge erklären. Es sind vielmehr ganz geregelte, lokale Wucherungsprozesse in der Umgebung des Blastoporus, welche zur Ausbildung des Stomodäums und des Oesophagus führen. Man findet nämlich bereits an Stadien mit be-

ginnender Bildung des Mundtrichters in seinem ganzen Umkreis sehr zahlreiche Mitosen, deren Teilungsspindeln jeder Zeit die Richtung zeigen, in der die Wucherung des Ectoderms stattfindet.

Am raschesten wächst der Mundwall, sodann die ventrale und die seitlichen Wände des Schlundes, während die dorsale ganz stationär zu bleiben scheint. Hier erkennt man am Eingange die uns wohlbekannten Zellen $2b^{2221}$, $2b^{2222}$, welche ihre ursprüngliche Lage nur insofern verändern, als sich zwischen dieselben und das Velum neue Reihen von Ectodermzellen einschieben, durch welche sie immer tiefer herabgedrängt werden. Es konnte nicht sicher ermittelt werden ob jene charakteristischen Zellen sich an späteren Stadien teilen, soviel ist aber sicher, daß mit denselben die dorsale Reihe der Flimmerzellen[1] beginnt, welche später durch die ganze dorsale Seite des Oesophagus zieht und deren Tätigkeit in der Einführung von Eiweiß in den Mitteldarm besteht. Das Stomodäum ist anfangs dreieckig, dann rundlich, an späteren Stadien quer oval.

Was die Radulatasche betrifft, so wird ihre erste Anlage von einzelnen Beobachtern verschieden dargestellt. Nach Rabl wird sie bei *Planorbis* durch einen von der unteren Wand des Vorderdarmes ausgehenden »kurzen, hohlen blind endigenden Fortsatz dargestellt, der sich nach unten und hinten richtet«. Bei *Limax* (Meisenheimer) besteht »die erste Andeutung der Radulatasche in einer beträchtlichen Verdickung der hinteren Wand des Stomodäums, welche sich bald zu einer Einstülpung verdickt, die unter Verengung ihres Lumens bedeutend nach innen wächst«.

Auch Schnabel faßt die Radula (in einer speziellen Arbeit[2] über dieselbe) als eine »anfangs weite Ausstülpung des ectodermalen Vorderdarmes« auf; bei den Pulmonaten sollen sich dann die Ränder von der Mündung allmählich aneinanderlegen, so daß das Lumen vollständig schwindet.

Aus diesen nur beispielsweise angeführten Angaben über den Ursprung der Radula geht hervor, daß sie allgemein als eine Ausstülpung der hinteren Wand des Stomodäums, bzw. des Vorderdarmes aufgefaßt wird. Mit dieser Darstellungsweise stimmen nun die Beobachtungen an *Physa* nicht ganz überein, bei welcher die erste Anlage der Radulatasche ganz unabhängig vom Stomodäum gebildet

[1] Diese Reihe von Flimmerzellen entspricht dem ösophagealen Wimperwulste der Stylommatophoren.

[2] Über die Embryonalentw. der Radula bei den Mollusken. II. Die Entw. der Radula bei den Gasteropoden. Diese Zeitschrift. LXXVIII. Bd. 1903.

wird. Es erscheinen nämlich in dem oben beschriebenen Epithelwulst hinter der Mundöffnung zwei kreisförmige, scharf umschriebene, bilateral liegende Zellmassen, in denen sich mehrere mitotische Zellen befinden, die durch einen median verlaufenden, ebenfalls fast aus lauter mitotischen Zellen bestehenden Zellstreifen voneinander getrennt sind (Fig. 98*b*). Die ganze Anlage wird von einem besonderen Epithelwall umgeben, welcher mit demjenigen des Stomodäums eine Achterfigur bildet (Fig. 98*b*). Von den beiden kreisförmigen Zellmassen aus wird die Einstülpung bilateral eingeleitet und, wie wir glauben, übernehmen dabei die unter denselben liegenden Mesodermzellen die leitende Rolle. Indem die beiderseitige Einstülpung fortschreitet, entstehen zwei nach außen divergierende Blindsäcke, welche durch eine mediane Leiste voneinander getrennt werden. Gleichzeitig mit dem Wachstum dieser Säcke vertieft sich die ganze Anlage, die Leiste wird in dem Maße, als sich der die ganze Anlage umgebende Wall höher erhebt, niedriger und es entsteht hinter dem Stomodäum eine zweite napfförmige Vertiefung, in deren Grunde zwei rundliche Öffnungen sich befinden. Diese Verhältnisse sind am besten aus Fig. 98*a* zu ersehen. Die Vereinigung dieser beiden, hintereinander liegenden saugnapfähnlichen Vertiefungen in eine einzige erfolgt erst an späteren Stadien, nachdem die Anlage der Radulatasche bedeutend nach unten und hinten ausgewachsen ist. Wie aus der Vergleichung einer kontinuierlichen Reihe von naheliegenden Stadien entnommen werden konnte, erfolgt die völlige Einstülpung der Radulaanlage in die Mundbucht erst an einem Stadium, an dem bereits die Larve stark im Längsdurchmesser gewachsen ist, wobei sich das ursprüngliche Stomodäum ganz bedeutend erweitert. Die Ausmündung der Radulatasche, die inzwischen sehr breit und flach geworden ist, kommt erst jetzt in die untere Wand des Stomodäums zu liegen. Demnach wäre der definitive Mund eine verhältnismäßig späte Bildung.

Die weitere Differenzierung der Radulaanlage wurde nicht speziell verfolgt, weil dieses Organ bereits von mehreren Autoren entwicklungsgeschichtlich untersucht und neulich von Schnabel (l. c.) vergleichend behandelt wurde.

Die Anlage der Speicheldrüsen fällt bei *Physa* in eine sehr späte Periode nach Ausbildung der Schneckengestalt, und wurde deshalb nicht verfolgt.

Nachdem wir nun die Differenzierung des ectodermalen Vorderdarmes kennen gelernt haben, wenden wir uns zum Mitteldarme, der nach unsrer Auffassung rein entodermal ist. Die Differenzierung der

Entodermzellen in die Eiweißzellen beginnt, wie bereits oben erwähnt wurde, unmittelbar nach ihrer Einstülpung; es wurde auch daselbst hervorgehoben, daß der Entodermsack mittels langer, plasmatischer Fortsätze mit dem Ectoderm verbunden ist (Fig. 81) und daß dessen hintere Wand aus kleineren Zellen besteht, welche die sog. Darmplatte bilden. Die weitere Umbildung des primären Entodermsackes beruht in einer sehr raschen Größenzunahme der Eiweißzellen und insbesondere in dem Wachstum der kleinzelligen hinteren Wand.

Der histologische Unterschied zwischen den Komponenten der Wandungen dieses Teiles des Darmkanals tritt erst auf späteren Stadien deutlicher hervor, wir wollen ihn aber weiter unten im Zusammenhange mit der Differenzierung des Enddarmes näher betrachten, zu deren Darstellung wir jetzt übergehen.

Die Anlage des Enddarmes läßt sich erst an solchen Stadien ganz deutlich als solche erkennen, bei denen bereits der Mitteldarm bedeutende Dimensionen erreicht hat und die Schalendrüse ziemlich tief eingestülpt ist. In Fig. 95*a*, 96, welche zwei sagittale Schnitte von einem solchen Stadium wiedergeben, bemerkt man einen aus dicht gedrängten größeren und kleineren chromatinreichen Zellen zusammengesetzten soliden Strang *ed*, welcher von der unteren Wand des Mitteldarmes ausgeht und schräg nach hinten und unten, dicht an der Schalendrüse gegen das Ectoderm zieht und sich mit demselben in der Medianlinie verbindet. Sowohl an Schnitten als auch an Totalpräparaten überzeugt man sich, daß das distale Ende dieses Stranges mit zwei großen, stark vacuolisierten Zellen verlötet ist (Fig. 93*a*, *an*), welche sich durch alle nachfolgenden Stadien bis zur vollkommen ausgebildeten Schneckengestalt an derselben Stelle nachweisen lassen. An Sublimatpräparaten färbt sich ihr Plasma und insbesondere der Inhalt ihrer Vacuolen mit Fuchsin ebenso rot, wie das Eiweiß in den Eiweißzellen. Sie unterscheiden sich also schon in tinktioneller Beziehung von angrenzenden Epithelzellen ganz deutlich, aber außerdem auch durch ihre bedeutende Größe. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese zwei Zellen den bei mehreren andern Gasteropoden beobachteten »Analzellen« homolog sind, weshalb wir für dieselben diese Bezeichnung anwenden. Sie lassen sich schon sehr frühzeitig, bevor noch der Darmstrang deutlich hervortritt, an dessen distalen Ende erkennen[1] (Fig. 101 *ed*).

[1] Rabl macht bei *Planorbis* keine Erwähnung von derartigen Zellen, desgleichen Meisenheimer bei *Limax*. Fol hat sie auch bei keiner Form beobachtet. Dafür beschreibt Casteel bei *Fiona* zwei Zellen von demselben Habitus (Fig. 87) und vergleicht sie mit den Analzellen andrer Mollusken.

Betrachtet man die oben beschriebene Darmanlage an einem unversehrten Keim gleichen Alters von der Bauchseite, so bemerkt man, daß ihr distales, mit dem Ectoderm fest verlötetes Ende genau in der Medianlinie liegt und rechts und links von demselben sieht man die beiden Mesodermplatten (Fig. 101), welche aus der Teilung von $M_1\,M_2$ hervorgegangen sind. Unmittelbar mit dem Darmende verbinden sich mehrere Mesodermzellen, die insgesamt dem sekundären Mesoderm anzugehören scheinen[1].

Das proximale Ende der Darmanlage steckt zapfenartig tief zwischen den blasigen Eiweißzellen und wird von denselben ganz verdeckt, so daß es nur in ganz tadellosen Präparaten und in schiefer Lage von der Bauchseite aus gesehen werden kann. Diejenige Stelle des Mitteldarmes, an die sich der Enddarm ansetzt, besteht aus niedrigen Entodermzellen, welche denjenigen sehr ähnlich sind, aus denen der letztere zusammengesetzt ist.

An Stadien, denen unsre Figuren 93—97 entnommen sind, läßt sich weder an Schnitten noch an Totalpräparaten die Beziehung des Enddarmes zum Mitteldarme ermitteln. Um also seine Genese richtig erfassen zu können, müssen wir auf ein Übergangsstadium von der Gastrula zur sog. Trochophora zurückgehen. Uns interessiert an einem solchen Stadium vor allem diejenige Gegend, welche von den beiden Urmesodermzellen und den von ihnen erzeugten Mikromeren eingenommen ist. Dieselbe ist zwar unmittelbar nach Ausbildung der Kopfblase etwas abgeflacht, aber von der Schalendrüse ist noch gar keine Spur vorhanden. Die beiden Urmesodermzellen, welche noch kurz vorher in der Medianlinie dicht nebeneinander lagen, sind jetzt weit seitwärts auseinander gewichen. Eine derselben befindet sich gerade in Mitose (Fig. 84); es wird nämlich jetzt eine Teilung eingeleitet, welche zur Erzeugung der beiden hinteren Mesodermstreifen führt.

Von den beiden medianen Mikromeren, welche seit ihrem Entstehen bis zu dieser Phase sich ganz passiv verhalten haben, findet man an dem einen oder dem andern Präparate bald nur eine, bald beide in Teilung begriffen (Fig. 84, 87). Die Achse ihrer Teilspindeln ist mit der Medianebene parallel, ihre Teilprodukte kommen zwischen die Kuppe des Entoderms und das Ectoderm zu liegen. Aus den zitierten Figuren, welche uns diese Lage am besten veranschaulichen,

[1] Bei *Planorbis* (Rabl) soll sich ein Afterhöcker ausbilden, bei *Physa* ist das Ectoderm an Stelle des künftigen Anus gar nicht erhoben.

ist zugleich zu ersehen, daß eine von den Tochterzellen sich zwischen die Entodermzellen gleichsam einzuzwängen strebt. Zu diesen Descendenten von $m_1\, m_1$ gesellen sich sogleich die nächstliegenden Mikromeren des Mesoderms und bilden zusammen eine Zellgruppe, welche sich zwischen der hinteren Entodermwand und dem Ectoderm ausspannt (Fig. 91, 92). Verfolgt man nun die weiteren Schicksale dieser Gruppe an einer ununterbrochenen Reihe von Stadien bis zu demjenigen, an welchem die Anlage des Darmes bereits ganz deutlich hervortritt (Fig. 96), so überzeugt man sich, daß sie sich direkt in die letztere umbildet. Sie ist an dem nächstjüngeren Stadium bereits aus etwa 12—15 Zellen zusammengesetzt (Fig. 92*c*) und mit dem schmäleren Ende zwischen die Entodermzellen eingelassen, während das breitere sich an das Ectoderm ansetzt (Fig. 92*c*, 94*c*). Man erkennt zwischen den Komponenten dieser Gruppe ganz deutlich die seitlichen Mikromeren an ihren chromatinreichen Kernen und ihrer geringen Größe; sie liegen mehr nach auswärts von den Descendenten des ersten Mikromerenpaares, welche den Hauptbestandteil der Gruppe bilden. Die Grenzen ihrer einzelnen Komponenten sind ganz verwischt, da sie noch sehr leicht verschiebbar zu sein scheinen (Fig. 92*c*).

Diejenige Stelle des Entoderms, mit der das schmälere Ende der erwähnten Gruppe zusammenhängt, besteht aus niedrigen Zellen, welche die uns bereits bekannte kleinzellige »Darmplatte« bilden (Fig. 96).

Die nächste Differenzierung findet in derjenigen Phase statt, wo das Schalendrüsenfeld einzusinken beginnt. Die einzelnen Elemente der Gruppe ordnen sich jetzt in Längsreihen und bilden einen soliden Zellstrang, welcher bereits dieselbe Beschaffenheit zeigt, wie der oben beschriebene (Fig. 96).

An gelungenen Präparaten unterscheiden sich die ihn zusammensetzenden Elemente nach Hämatoxylinfärbung ganz deutlich von den gelblichen Entodermzellen durch ihren graublauen Ton und das dunkel gefärbte Chromatin ihrer Kerne. Das distale Ende der Darmanlage verbindet sich an diesem Stadium mit den hinteren Mesodermstreifen, welche nach rechts und links in zwei Reihen gegen das vordere Ende des Embryos hinauslaufen (Fig. 94 *b—d*).

Nachdem wir nun die Genese dieses Stranges, welcher sich später zum ganzen Darm differenziert, kennen gelernt haben, dürften wohl über seine Herkunft von den Descendenten des primären Mesoderms, insbesondere vom ersten Mikromerenpaare $m_1\, m_1$, keine Zweifel

obwalten. Die letzteren repräsentieren dieselben Elemente, welche bei andern Gasteropoden seit Conklin als »Enteroblasten« bezeichnet zu werden pflegen. Es gesellen sich aber bei *Physa* zu denselben noch einige von den nächstliegenden Schwesterzellen, deren Zahl sich nicht genau bestimmen läßt, welche also ebenfalls als Enteroblasten anzusprechen wären. Bei der weiteren Differenzierung dieser Anlage handelt es sich nunmehr um Wachstumsvorgänge und um Ausbildung eines Lumens, welche aber erst bedeutend später erfolgt.

Einen ähnlichen Strang beschreibt Rabl bei *Planorbis*, faßt ihn aber als eine direkte Ausstülpung der hinteren Archenteronwand auf und seine Fig. 23*A*—26*A* scheinen sehr deutlich dafür zu sprechen, weil in allen das Lumen des Mitteldarmes durch einen weiten Kanal direkt in den ausgestülpten Strang übergeht. Bei *Physa* sind, wie bereits eingangs hervorgehoben wurde, derartige Bilder an Stadien gleichen Alters durchaus nicht zu finden, so daß wir hier eine reguläre Ausstülpung der hinteren Archenteronwand a priori unbedingt ausgeschlossen haben, im Gegenteil ist der Strang von seinem ersten Erscheinen an, in seiner ganzen Ausdehnung solid und steht sogar nach Ausbildung des Lumens mit der Höhlung des Mitteldarmes in keiner Verbindung. Wollte man ihn aber trotzdem von der Archenteronwand direkt ableiten, so müßte man ihn eher als einen soliden Auswuchs derselben betrachten, wofür einige Bilder bei älteren Larven zu sprechen scheinen, bei denen man an der unteren Mitteldarmwand rechts einen kurzen, blindsackartigen Auswuchs findet, der direkt in die Enddarmanlage überzugehen scheint. Dieses Bild ist aber sehr verführerisch und hat wahrscheinlich Rabl dazu verleitet, den Enddarm in seiner ersten Anlage als eine einfache Ausstülpung des Entodermsackes aufzufassen. Diese blinde Aussackung des Mitteldarmes hat jedoch mit der Bildung des Enddarmes nichts zu tun, da sie erst später entsteht, nachdem der Strang bereits deutlich ausgebildet ist. Er könnte somit nur von einer lokalen Wucherung des Entoderms seinen Ursprung nehmen, welche sich aber an keinem meiner Präparate unzweifelhaft feststellen ließ. Es wurden zwar an der Verlötungsstelle des Enddarmes mit der Wand des Mitteldarmes öfters Mitosen gesehen, man konnte jedoch bei näherer Prüfung sowohl der Lage der Teilspindeln als auch der Teilprodukte feststellen, daß die Teilung im Entoderm bloß die Vergrößerung des Umfanges der hinteren Mitteldarmwandung zum Zwecke hat. Übrigens treten diese Teilungen erst dann in größerer Anzahl auf, wenn die strangförmige Anlage des Darmes bereits merklich groß geworden ist.

Es mag zum Schluß noch die Möglichkeit der Ableitung des Enddarmes bei *Physa* vom Ectoderm in Erwägung gezogen werden, da auch für eine solche einige unsrer Präparate zu sprechen schienen. Man bemerkt nämlich bei ganz jungen Larven an der späteren Verbindungsstelle des Enddarmes mit dem Ectoderm eine leichte Einsenkung (Fig. 92*c*), von welcher einzelne Ectodermzellen ins Innere des Keimes vordringen. Das Bild macht den Eindruck, als wenn es sich um eine leichte Einstülpung, verbunden mit der Einwucherung des Ectoderms, handeln würde. Es ist aber weder das eine noch das andre der Fall. Die einzeln in die Furchungshöhle vordringenden Zellen verbinden sich nämlich nur zeitweise mit dem Entoderm, dagegen bleiben bloß die »Analzellen« mit der Anlage des Darmes dauernd verbunden.

Eine Einstülpung mit nachheriger Abtrennung des Ectodermsackes, wie sie nach Meisenheimer bei *Limax* und *Dreissensia* stattfindet, kommt bei *Physa* bestimmt nicht vor.

Aus den obigen Erörterungen ist zu ersehen, daß wir beim Studium der Genese des Enddarmes alle Möglichkeiten der Ableitung desselben erwogen haben. Es blieb aber nur eine, durch direkte Beobachtung begründete, d. i. die Ableitung von den Mikromeren des Mesoderms, übrig. Unentschieden dürfte nur der Umstand bleiben, ob zu der mesodermalen Anlage nicht etwa einzelne Elemente durch Auswanderung aus dem Entodermsacke hinzukommen. Die Entscheidung dieser Frage ist fast unmöglich, denn die Anlage des Enddarmes verbindet sich so innig mit der Entodermwand, daß es kaum möglich wäre, die Auswanderung einzelner Zellen aus der letzteren in die Anlage des Enddarmes durch direkte Beobachtung festzustellen. An Stadien mit maximal ausgebildeter Schalendrüse findet man den Enddarm mit der sog. kleinzelligen Partie des Mitteldarmes bereits so innig verlötet, daß eine Grenze zwischen beiden sich absolut nicht ziehen läßt.

Die drei Hauptbestandteile des Darmkanals, deren erste Sonderung wir im Vorhergehenden bereits kennen gelernt haben, erfahren nun bei ihrer Weiterentwicklung mehr oder minder tiefgreifende Umwandlungen, bis sie ihre definitive Ausgestaltung erhalten.

Verhältnismäßig sind die Umwandlungen am Vorderdarme sehr unbedeutend, denn derselbe zeigt nach Ausbildung der Anlage der Radulatasche und ihrer Einstülpung in die Mundhöhle nur geringe Abweichung von derjenigen Form, die er schon an jungen Larvenstadien gewonnen hat und die uns die Figuren 107*a—c* in drei ver-

schiedenen Ansichten veranschaulichen. Daß sie auch an bedeutend fortgeschrittenen Larvenstadien im Grunde dieselbe bleibt, ist aus der Fig. 110 ersichtlich. Es ändert sich nur der Querdurchmesser und die Dicke der Wandungen der Mundhöhle, so daß sie sich an ganz späten Stadien zu einem weiten, dickwandigen Trichter umgestaltet.

Der Oesophagus behält ziemlich lange seine kurz gedrungene Gestalt, erst bei ausschlüpfenden Tieren wächst er in einen langen Schlauch aus (Fig. 111). Seine Beziehung zum Mitteldarm läßt sich nur im Zusammenhange mit der Entwicklung des letzteren verstehen, weshalb wir diesbezüglich auf den nächstfolgenden Abschnitt verweisen müssen.

In histologischer Beziehung bemerkt man erhebliche Differenzen zwischen den Zellen, welche die Wandungen des Oesophagus zusammensetzen. Im allgemeinen sind dieselben im dorsalen Teile höher und dunkler, als im ventralen, wo sie niedriger und teilweise vacuolisiert sind. Im ersteren trägt eine mittlere Reihe lange Flimmern, die besonders am Eingange auffallend stark sind, kürzere Flimmerhaare sind auch an andern Zellen im ganzen Umkreis zu bemerken, aber erst an späteren Stadien.

Die auffallendste Umgestaltung erleidet der primäre Mitteldarm, aus dem sich im Laufe der Entwicklung der Magen, die Leber und ein Teil des Darmes herausdifferenziert, die also rein entodermal sind. Die Ausbildung dieser Organe erfolgt nicht nur in steter Abhängigkeit voneinander, sondern wird auch einerseits von dem immer tiefer eindringenden Oesophagus, anderseits von der in entgegengesetzter Richtung auswachsenden Schalendrüse wesentlich modifiziert.

Die ersten Stufen der Ausbildung des Mitteldarmes haben wir bereits kennen gelernt, sie können an den Figuren 91, 92*a*, *b* in Erinnerung gebracht werden; man bemerkt, daß die Wandungen des Entodermsackes am Stadium Fig. 92 hauptsächlich aus den charakteristischen Eiweißzellen zusammengesetzt sind, mit Ausnahme der hinteren Partie, welche aus zylindrischem oder kubischem Epithel besteht und die oben erwähnte kleinzellige Darmplatte bildet, mit der die Anlage des Enddarmes innig zusammenhängt. Wir können uns über ihren Umfang und ihr Verhältnis zum ganzen Entodermsacke aus den Figuren 92*c*, 93*c*, 94*b*, wo man sie von der Fläche und aus Fig. 96, wo man sie im Sagittalschnitt sieht, leicht orientieren. Man kann sie als den eigentlichen Bildungsherd für sämtliche aus dem Entodermsacke hervorgehenden Organe ansehen, denn sein übriger, aus den Eiweißzellen bestehender Teil verhält sich fast passiv,

indem die letzteren sich zwar mächtig auszudehnen vermögen, aber nach übereinstimmenden Beobachtungen aller Autoren von einer bestimmten Phase an nicht mehr teilungsfähig sind.

Man bemerkt an der Darmplatte die ersten Wachstumsvorgänge von dem Augenblicke an, als die Anlage des Enddarmes mit ihr zu verschmelzen beginnt. Eine fast rapide Vergrößerung ihrer Dimensionen wird aber erst von dem Zeitpunkte an bemerkbar, wo das Schalendrüsenfeld sich einzustülpen beginnt. Diese Vergrößerung ist aber keineswegs das ausschließliche Resultat der Teilung der wenigen Zellen, aus denen die Darmplatte ursprünglich bestand, sondern es werden auch, nach unsrer Beobachtung, die nächstliegenden Eiweißzellen und die kleineren, dorsalen Komponenten des Entoderms einbezogen, die unter dem Einflusse des einsinkenden Ectoderms ihre Vacuolen einbüßen und sich schließlich teilen, möglich, daß sie vorher ihre Nährstoffe an die Anlage der Schalendrüse abgeben, in der gleichzeitig ebenfalls sehr lebhafte Teilungen stattfinden. Ohne Feststellung dieses Verhaltens der Eiweißzellen könnte man nicht verstehen, auf welche Art die kleinzellige Partie so rasch an Umfang zunimmt, denn man bemerkt in ihr nur seltene Mitosen.

Die ersten Wachstumsvorgänge in dieser Partie sind bereits von Rabl bei *Planorbis* beobachtet worden. Derselbe unterscheidet an ihr an einem Stadium, das etwa unserm in Fig. 99 dargestellten entsprechen dürfte, einen dorsalen, ventralen und hinteren Abschnitt. In diesen drei Richtungen erfolgt auch bei *Physa* ihr Wachstum; wir bemerken an einem viel jüngeren Stadium Fig. 95 *a*, *b* die dorsale und ventrale Ausdehnung in sagittalen Längsschnitten und überzeugen uns deutlich, daß der ventrale Teil offenbar rascher wächst, sobald er bereits die Einmündung des Oesophagus erreicht hat, während zwischen der letzteren und dem dorsalen Streifen noch eine Lücke besteht, die von Eiweißzellen ausgefüllt ist. An entsprechend geführten Querschnitten überzeugt man sich, daß der ventrale Streifen zugleich breiter ist.

Infolge der gleichzeitig rasch fortschreitenden Einstülpung des Schalendrüsenfeldes ändert sich bald die ursprünglich ovale Gestalt des Eiweißsackes, indem er einerseits immer tiefer in der Richtung der Längsachse eingedrückt, anderseits zugleich auch im Meridian eingeschnürt wird. Daraus resultiert die Teilung der Darmhöhle in eine rechte und linke Hälfte, welche, wie der Querschnitt Fig. 93 (*a*) eines jungen Stadiums zeigt, schon frühzeitig deutlich ausgeprägt erscheint und zwar sogar an der Einmündungsstelle des Oesophagus, zu der die kleinzellige Partie noch nicht vorgedrungen ist.

Wir entnehmen sowohl aus der zitierten Figur, wie aus Fig. 97, daß dabei der ganze Entodermsack eine leichte Drehung um seine Längsachse, nach links in der Figur und in der Wirklichkeit nach rechts, erfahren hat.

Die Ursache dieser Drehung liegt in den Wachstumsbedingungen des Keimes, die allem Anscheine nach bereits in der Eizelle gegeben sind. Sie wird unmittelbar durch die asymmetrische Entwicklung der beiden Körperhälften veranlaßt, auf welche wir bereits bei der Gastrulation hingewiesen haben. Als weitere Folge dieser Wachstumsbedingungen ist ferner die stärkere Entwicklung der rechten Seite der Darmplatte anzusehen, welche bereits am ganz jungen Trochophorastadium sich bemerkbar macht. Man überzeugt sich davon am besten an einem parallel zur Darmplatte geführten Schnitte Fig. 93*b*, an dem rechts ein Streifen kleiner Zellen zu sehen ist, während ein solcher links weder an diesem noch an den nächsten Schnitten vorkommt.

Als ein weiterer Beweis der ungleichmäßigen Entwicklung der Mitteldarmwandungen ist ferner die Tatsache zu betrachten, daß der rechte Rand des dorsalen und ventralen Abschnittes der kleinzelligen Platte zuerst verschmilzt, während der linke zu gleicher Zeit durch eine breite Brücke von Eiweißzellen voneinander abgetrennt wird.

Diese ungleichmäßige Entwicklung hat Rabl in derselben Weise bei *Planorbis* beobachtet und an Querschnitten auf Tafel XXXVI und XXXVII erläutert, weshalb wir es nicht für nötig halten, unsre diesbezüglichen Abbildungen beizufügen.

Es mag aber ergänzend hervorgehoben werden, daß eben an der rechten Seite, nach erfolgter Verschmelzung der Ränder, eine lokale Zellwucherung, genau oberhalb der Kuppe der Schalendrüse stattfindet, welche schließlich zur Ausbildung einer leichten Ausbuchtung der rechtsseitigen Wandung (Fig. 100), sodann zur Ausbildung eines ziemlich tiefen Divertikels (Fig. 103) führt, der nachher ventralwärts auswächst. Da nun mit diesem Divertikel der Darmstrang seitlich innig zusammenhängt, so ist es leicht verständlich, daß Rabl, durch dieses Bild getäuscht, den Enddarm aus einer unmittelbaren Ausstülpung der hinteren Mitteldarmwand hervorgehen läßt. Wir haben aber oben gesehen, daß bei *Physa* der solide Strang, welcher die erste Anlage des Darmes bildet, bereits an einem solchen Stadium ganz deutlich ausgebildet ist, an dem die Darmplatte noch einen ganz geringen Umfang hat (Fig. 93*b* und 97). Dies ist, wie weiter

unten gezeigt werden soll, höchst wahrscheinlich auch bei *Planorbis* der Fall.

Das Lumen des Divertikels ist, wie Fig. 103 zeigt, ziemlich weit, es verengt sich etwas nach links gegen die Ansatzfläche des Enddarmes, geht aber in denselben nicht über, weil sein Lumen sich erst später und zwar zuerst am distalen Ende ausbildet. Die Kommunikation zwischen dem Mittel- und Enddarm läßt sich auch dann nicht feststellen, wenn sich das Lumen des letzteren auf seine ganze Länge erstreckt.

Während der Ausbildung des rechten Divertikels wächst auch der dorsale und ventrale Streifen in die Breite und Länge, der ganze Mitteldarm gestaltet sich zu einem geräumigen Sack, über dessen wechselnde Konfigurationen uns die Figuren 107*a*, *b*, *c*, 108 und 109 den besten Aufschluß geben. Man ersieht zugleich aus denselben, daß der kleinzellige Teil der Mitteldarmwandungen sich sehr rasch auf Kosten der Eiweißzellen ausgebreitet hat, welche nur noch die Seitenteile der Darmhöhle unmittelbar begrenzen. Die letztere hat inzwischen einen sehr bedeutenden Umfang gewonnen und man findet sie in der Regel ganz mit Eiweiß erfüllt, welches nach Fixierung der Larve einen ganz getreuen Abguß aller Teile der Mitteldarmhöhlungen liefert. An diesem Modell gewinnt man wohl am besten die Überzeugung, daß der erwähnte Divertikel blind geschlossen ist und daß der Enddarm nur seitlich mit demselben verwächst, ferner daß der Mitteldarm im Laufe der weiteren Entwicklung noch auffallendere Drehungen erfahren hat, als dies anfangs, bei der Teilung seiner Höhlung in eine rechte und linke Hälfte, der Fall war.

Wir wollen gleich hervorheben, daß die beiden bloß von Eiweißzellen begrenzten Höhlungen die Anlage der Leber bilden, während der rechtsseitige kleinzellige Divertikel diejenige des Magens repräsentiert. Mit diesem Divertikel steht das Lumen des Oesophagus in direkter Verbindung, dessen rechtsseitige Wandung ebenfalls direkt in die Magenanlage übergeht.

Die weitere Umbildung der paarigen Anlage der Leber konnte nur bis zur Ausbildung der Schnecke verfolgt werden, wo die Ausmündungsstelle wie bei andern Gasteropoden, noch immer doppelt ist (Fig. 111).

Über die ultimäre Umwandlung der Eiweißzellen in Leberzellen herrscht noch eine große Meinungsverschiedenheit. Sie erfolgt erst nach dem Ausschlüpfen der Schnecke und wurde nicht speziell verfolgt. Wir konnten aber doch an Schnitten durch ein reifes Stadium die Überzeugung gewinnen, daß die Eiweißzellen doch nach gewissen Umbildungen in die Zusammensetzung der fertigen Leber

eingehen. Aber man bemerkt an ihren Basen recht kleine Zellen, die allem Anschein nach nicht aus der Teilung ihrer eignen Kerne hervorgegangen sind, sondern von der kleinzelligen Partie der Mitteldarmwand herrühren, die schon an mittleren Stadien sich unter die Eiweißzellen schiebt und wahrscheinlich auch die Leberkanäle austapeziert.

Was nun die weiteren Umbildungen des Darmkanals betrifft, so bestehen sie hauptsächlich in dem Wachstum der erwähnten Anlagen und ihrer Lageänderung, welche durch die Torsion der Larve und Ausbildung der Atemhöhle verursacht wird.

Über die Differenzierung des Enddarmes ist nicht viel zu sagen. Er verbindet sich schon frühzeitig, wahrscheinlich durch Vermittlung des sekundären Mesoderms mit breiter Basis mit dem ventralen Teile des Mitteldarmes und wächst unabhängig vom letzteren zu einem langen Rohre aus, welches von seiner ursprünglichen medianen Lage zunächst nach rechts rückt, wobei es sich nach vorn bogig krümmt und sein blindes Ende nach links wendet.

Am Stadium, wo die Schalendrüse sich ganz abgeflacht hat, entsteht an der Basis des Enddarmes eine kleine birnförmige Anschwellung, die wir als Anlage des Dünndarmes betrachten. Der Enddarm hat inzwischen bedeutend an Lage zugenommen und beschreibt jetzt einen Bogen: von rechts kommend wendet er sich nach vorn und links und verläuft längs des aufgewulsteten Randes der Schalendrüse. Diese Richtung wird auch später beibehalten und wir sehen in Figur 120, daß der Enddarm von der Rückenseite und rechts sich nach links wendet, parallel mit den Körperwänden verläuft, um in der Atemhöhle auszumünden.

Die Schlingenbildung erfolgt erst nach dem Ausschlüpfen der Larve und wurde nicht näher beobachtet. In histologischer Beziehung gehen am Enddarm seit seiner ersten Anlage nur sehr unbedeutende Veränderungen vor. Er besteht anfänglich aus Cylinderzellen, die sich an späteren Stadien sehr stark vermehren und ein Wachsen des Darmes in der Längsachse bewirken. Ein Lumen bildet sich, wie bereits erwähnt, erst ziemlich spät, und zwar zunächst am distalen Ende aus. Bis zur Ausbildung der Schnecke kommt der After nicht zum Durchbruch, sondern es bleibt das Lumen des Enddarmes durch die stark vacuolisierten Analzellen nach außen abgeschlossen.

Nachdem wir nun die Entwicklung des Darmtractus kennen gelernt haben, möchten wir noch unsre Beobachtungen über die Ableitung des Enddarmes mit einigen fremden Angaben vergleichen.

Was zunächst *Planorbis* (Rabl) betrifft, bei dem der Enddarm direkt aus einer Ausstülpung der hinteren Archenteronwand hervorgehen soll, haben wir bereits oben betont, daß seine erste Anlage auffallend mit derjenigen bei *Physa* übereinstimmt. Man muß aber zum Vergleich nicht die Figuren der Hauptarbeit Rabls, sondern diejenigen seiner oben (S. 666) zitierten Abhandlung: »Über den pedicle« usw. zum Vergleich heranziehen, namentlich die Figuren 9 und 10. In denselben wird ein solider Strang (*i*) abgebildet, der aus körnchenreichen Zellen besteht und von der Archenteronwand ausgeht, um sich an die Ectodermwand anzuheften. Der Verfasser betont nachdrücklich, daß dieser Strang nicht etwa durch Einstülpung des Ectoderms entsteht, sondern eigentlich die Fortsetzung der hinteren Archenteronwand bildet. Von dieser soll später ein kurzes Divertikel in den soliden Strang eindringen, ohne daß es die Haut erreicht und es soll dasselbe nach Rabl die eigentliche Anlage des Enddarmes bilden. Wir erfahren freilich nicht, auf welche Weise das Divertikel in den soliden Strang eindringt und welche Rolle der letztere bei der Bildung des Enddarmes spielt. Nichtsdestoweniger gibt uns Rabl über die Genese des soliden Stranges selbst einen näheren Aufschluß. Es scheint aber keinem Zweifel zu unterliegen, daß der letztere noch vor der Bildung des Divertikels entsteht und in ähnlicher Weise von den Mikromeren des Mesoderms gebildet wird wie bei *Physa*. Für diese Ansicht spricht einerseits der Umstand, daß die Entwicklung des ganzen Darmkanals bei beiden Formen auffallend ähnlich verläuft, anderseits die Differenzierung des Enddarmes bei *Planorbis*, welche, wie wir insbesondere aus den Figuren 4—7 Taf. XXXVI und Fig. 14 Taf. XXXVII entnehmen, ganz genau mit derjenigen bei *Physa* übereinzustimmen scheint.

Was ferner den »pedicle of invagination« bei *Limnaeus* betrifft, welchen Ray Lankester als eine Ectodermeinstülpung betrachtet, und Rabl mit dem soliden Strang oder Platte bei *Planorbis* homologisiert, so dürfte derselbe der Anlage des Enddarmes bei *Physa* entsprechen[1].

Ähnliche Bilder wie bei *Physa* und *Planorbis* finden wir an früheren Entwicklungsstadien des Darmkanals bei *Umbrella* (Heymons). Man bemerkt nämlich in Fig. 29 und 30 (bei Heymons) genau in der Medianlinie und am Hinterende der Schalendrüse vier bis sechs kleine Mesodermzellen zwischen den auseinandergewichenen Makromeren des Mesoderms, welche nach Conklin den Enteroblasten

[1] Nach Vergleichung entsprechender Stadien von *Limnaeus* finde ich diese Annahme sehr wahrscheinlich.

bei *Crepidula* entsprechen. In dieser Zellengruppe sind nach Heymons die zuerst entstandenen Mikromeren (*mm*) enthalten, sie setzt sich ebenso an das Ectoderm und zwar an zwei Analzellen an, wie bei *Physa*. Es sollen sich aber ihre Komponenten später auflösen, um das Mesenchym des Enddarmes zu bilden, während er selbst von den Derivaten von *C''* und *D''* den Ursprung nehmen soll. Die erstere Angabe stützt sich aber mehr auf Vermutung als auf direkte Beobachtung, kann somit keinen Gegenbeweis gegen unsre Annahme bieten, daß die besagte Zellgruppe die Anlage des Enddarmes vorstellt.

Wenn die Beteiligung des primären Mesoderms an der Bildung des Enddarmes bei den soeben besprochenen Formen nur als höchst wahrscheinlich angenommen werden darf, ist sie bei mehreren andern Formen als sicher nachgewiesen zu betrachten. Zu diesen gehören unter den Mollusken: *Crepidula* (Conklin), *Aplysia* (Carazzi), *Fiona* (Casteel), *Physa fontinalis* et *hypnorum* (Wierzejski); unter den Würmern: *Nereis* (Wilson), *Podarke* (Treadwell), *Thalassema* (Torrey). Bei *Crepidula* beteiligen sich vier Derivate des Mesoderms, »die Enteroblasten« Conklins, an der Bildung der Archenteronwand selbst, aus welcher sich später durch eine röhrenförmige Ausstülpung der Enddarm differenziert. Conklin ist aber geneigt, anzunehmen, daß aus den vier zwischen den Teloblasten des Mesoderms liegenden Zellen nicht bloß das Mesoderm des Enddarmes, sondern teilweise auch dessen distales Ende hervorgeht.

Eine auffallende Übereinstimmung mit *Physa* zeigt die Anlage des Enddarmes bei der systematisch weit entfernten Form *Fiona marina* (Casteel), wie dies aus der Vergleichung unsrer Fig. 96 mit Casteel's Fig. 87 sofort zu ersehen ist. Auch die Genese des Stranges ist bei beiden fast ganz identisch, denn er wird bei *Fiona* aus den Zellen E^1E^2 und e^1e^2 gebildet, welche unsern m_1m_1 und m_2m_2 entsprechen und ebenso beteiligen sich auch andre chromatinreiche Derivate des Mesoderms an seiner Zusammensetzung. Trotz dieser täuschenden Ähnlichkeit der Anlage herrschen doch wichtige Unterschiede, indem die Enteroblasten E^1E^2, e^1e^2 bei *Fiona* direkt an der Begrenzung der Entodermhöhle teilnehmen, was bei *Physa* nicht der Fall ist. Es verbindet sich ferner bei der ersteren der Darmstrang durch Vermittlung der Zellen z^1z^2 mit dem Ectoderm, welche unserm dritten Mikromerenpaar entsprechen, das sich aber an der Zusammensetzung des Enddarmes gar nicht beteiligt. Der letztgenannte Unterschied dürfte aber nur auf einer ungenauen Beobachtung

Casteels beruhen, da diese Zellen auch bei *Fiona* von der Anlage des Enddarmes ebenso weit entfernt sind wie bei *Physa*.

Angesichts dessen, daß die oben besprochenen drei Formen drei verschiedene Gasteropodengruppen repräsentieren (die Proso-Opisthobranchier und die Pulmonaten) dürfte die Verwendung eines Teils des Urmesoderms zum Aufbau des Darmkanals als eine bei den Gasteropoden weit verbreitete Erscheinung betrachtet werden. Da sie, nach den bisherigen Angaben zu schließen, auch bei den Anneliden ebenso weit verbreitet sein dürfte, so erscheint es höchst wahrscheinlich, daß wir es hier mit einem alten Bildungsmodus zu tun haben. Wir haben bereits beim Mesoderm die betreffende Hypothese Wilsons, welcher in diesem Bildungsmodus den Beweis für die Herkunft des Mesoderms vom Archenteron erblickt, ausführlich besprochen.

Im schroffen Gegensatze zu den meisten bisherigen Angaben über die Entwicklung des Darmes stehen die Beobachtungen Meisenheimers an *Limax* ('98) und *Dreissensia* ('01), bei denen »der ganze Darm vom After bis zur Einmündung in den Magen als ectodermales Gebilde aufzufassen ist«.

Diese Angabe stützt sich auf eine sehr sorgfältige Untersuchung an Schnitten und unterliegt, nach der Versicherung des Verfassers, keinem Zweifel. Um so mehr ist sie überraschend und steht derzeit noch ganz unvermittelt da. Es stellt sich aus ihr heraus, daß sogar in der engen Molluskengruppe nicht einmal der Darmkanal in seiner ganzen Ausdehnung als ein homologes Gebilde gelten darf.

Da die von Meisenheimer untersuchten Formen zwei verschiedenen Gruppen: den Pulmonaten und Lamellibranchiern angehören, so ist kaum anzunehmen, daß der ectodermale Ursprung ihres Darmes nur eine ganz seltene Ausnahme bildet, vielmehr sollte man erwarten, daß er auf eine größere Anzahl von Molluskentypen ausgedehnt ist. Meisenheimer weist diesbezüglich auf die Befunde andrer Forscher hin, nach denen der Darm vom Ectoderm entspringen soll, er hält sie aber selbst mit Ausnahme deren von Lankester bei *Limnaeus* und Henchman bei *Limax* für nicht ganz zuverlässig. Über die Beobachtungen Lankesters haben wir bereits oben unsre Ansicht geäußert. Es wurde daselbst ebenfalls betont, daß weder bei *Physa* noch bei *Planorbis* stichhaltige Beweise für die Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Enddarmes erbracht werden konnten, wenn auch bei beiden in der Gegend, wo der solide Strang entsteht, eine leichte Einstülpung des Ectoderms sich bemerkbar macht, ja bei

Physa sogar ein teilweises Vordringen von Ectodermzellen in die Furchungshöhle beobachtet wurde.

Sollen nun diese Befunde als die erste Stufe des bei *Limax* und *Dreissensia* bereits vollendeten Bildungsmodus betrachtet werden oder als die letzte Spur desselben? Diese Frage läßt sich vom Standpunkt der bisherigen Beobachtungen noch nicht fruchtbar diskutieren.

Wir möchten noch zum Schluß auf einen Punkt in der Entwicklung von *Limax* und *Dreissensia* die Aufmerksamkeit lenken. Es ist die hochwichtige Rolle, welche bei denselben das Ectoderm im Aufbau der Organe spielt, denn es liefert nicht nur den bei weitem größeren Teil des Darmkanals (den ganzen Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm und die Speicheldrüsen), sondern auch die Urniere, die bleibende Niere, das Herz und Pericard, ja sogar die Geschlechtsdrüsen. Da sonst aus demselben Keimblatte auch das Nervensystem samt den Sinnesorganen, die Hautdrüsen, die Schale, überhaupt das ganze Integument hervorgeht, so ist selbstverständlich den beiden andern Keimblättern nur eine sehr untergeordnete Rolle zugewiesen — ein Verhalten, das so lange als ein sehr frappanter Ausnahmsfall betrachtet werden muß, bis es gelingt, bei andern Formen eine kräftigere Stütze für die Auffassung Meisenheimers zu finden, als es bisher gelungen ist.

c. Definitive Niere.

Meine Beobachtungen über die Differenzierung dieses Organs bei *Physa* erstrecken sich nur bis zu derjenigen Phase, wo es die Gestalt eines langgestreckten, an seinem proximalen Ende schlingenförmig umbiegenden Schlauches gewinnt (Fig. 120*n*). Sie haben ergeben, daß die hierbei sich abspielenden Vorgänge wesentlich dieselben sind, wie bei *Planorbis* (Rabl) und daß die Niere von *Physa* ebenso wie bei dieser Form ihren Ursprung dem primären Mesoderm verdankt.

Mit Rücksicht darauf, daß die Befunde Rabls, betreffend die mesodermale Ableitung der Niere, neulich von Meisenheimer ('98) als nicht maßgebend angesehen werden, ist eine strenge Begründung dieser Befunde um so mehr erwünscht, als der letztere dieses Organ bei *Limax*, *Dreissensia* und *Cyclas* vom Ectoderm ableitet und seine Auffassung auf positive Beweise stützt.

Die Beweisführung Rabls ist insofern nicht ganz einwandsfrei als sie hauptsächlich auf der Beobachtung beruht, daß die erste Anlage der Niere an entsprechenden Stadien mit dem Ectoderm in keinem Zusammenhang steht, sondern daß letzteres »kontinuierlich

in einfacher Schicht über dieselbe hinwegstreicht«. Daraus folgert dieser Autor, »daß weder von einer Verdickung noch von einer Einstülpung des Ectoderms die Rede sein kann«. Dies dürfte ganz richtig sein, es bleibt aber fraglich, ob die Anlage nicht etwa schon auf viel früheren Stadien durch Auswanderung von Ectodermzellen entstanden sein könnte?

Zugunsten der Auffassung Rabls müssen wir Meisenheimer gegenüber hervorheben, daß der erstere die mesodermale Ableitung nicht einzig und allein auf den obigen Befund stützt, vielmehr noch andre wichtige Momente berücksichtigt. Namentlich den Umstand, daß das Ectoderm derjenigen Seite, welche die Nierenanlage enthält, von demjenigen der Gegenseite nicht verschieden ist, ferner daß die histologische Beschaffenheit der dieselbe zusammensetzenden Zellen in jeder Beziehung den Mesodermzellen so sehr ähnlich ist, daß man über ihre Abstammung von den letzteren gar nicht im Zweifel sein kann. Diese Beobachtung ist sehr wichtig und geradezu ausschlaggebend, denn wir finden auch bei *Physa* eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Hauptzellen der ersten Anlage der Niere und den Derivaten des primären Mesoderms. Namentlich tritt dieselbe am deutlichsten an Sublimatpräparaten hervor, die mit Ehrlichs Triacid tingiert wurden. Das Plasma zeigt denselben gelblichen oder rotgelblichen Ton, welcher den Abkömmlingen des Urmesoderms, sowie den ursprünglichen Entodermzellen eigentümlich ist und offenbar von noch nicht ganz aufgelösten Dotterkörnchen herrührt. Durch die Feststellung der histologischen Identität der Nierenanlage mit den Mesodermelementen ist schon für den genetischen Zusammenhang beider ein sehr wichtiger Stützpunkt gewonnen. Zum strengen Beweis fehlt aber noch die Ermittlung der Descendenz, welche wir bei Rabl vermissen.

Es soll also im folgenden diese Lücke durch diesbezügliche Beobachtungen an *Physa* ausgefüllt werden.

Wir haben den fraglichen Zellenhaufen, welchen Rabl und andre Forscher zum Ausgangspunkt ihrer Beobachtungen über die Entwicklung der Niere machen, genetisch verfolgt und die volle Überzeugung gewonnen, daß er aus den Derivaten der beiden medianen Urmesoderm-Makromeren seinen Ursprung nimmt. Wenn man nämlich die Schicksale dieser letzteren an einer unterbrochenen Reihe von Stadien verfolgt, so bemerkt man zunächst, daß sie schon während der Gastrulation seitlich auseinanderweichen oder richtiger durch die eindringenden Fortsätze der Ectodermzellen auseinander gedrängt werden.

Bevor noch die Verengung des Blastoporus ihr Maximum erreicht hat, haben sie sich bereits geteilt (Fig. 90*M*), so daß man an den allernächsten Stadien an ihrer Stelle bereits mehrere größere Zellen von mesodermalem Charakter findet, welche zu beiden Seiten der inzwischen ausgebildeten Anlage des Enddarmes symmetrische Reihen bilden und sich sowohl durch die Eigenschaft ihres Plasmas, als auch durch ihre Größe und ihre großen, bläschenförmigen Kerne auszeichnen (Fig. 94*b*, *c*, *mesh*). Durch weitere Teilung nehmen die beiderseitigen Reihen an Länge zu, ohne dabei ihre ursprünglichen histologischen Eigenschaften einzubüßen. Mit diesen jüngsten Descendenten der medianen Makromeren des Mesoderms treten alsbald ihre älteren, kleinen Tochterzellen in Verbindung, welche wir als Mikromeren bezeichneten, desgleichen ein Teil der den vorderen Makromeren angehörigen Mikromeren, welche in den Ecken zwischen diesen und den medianen Makromeren sich befanden (Fig. 104*b*). Die letzteren haben inzwischen durch Teilung bedeutend an Zahl zugenommen. Durch Aufnahme mehrerer von diesen kleinen Zellen entstehen zwei ziemlich lange Stränge aus gemischten Elementen, die als die hinteren Mesodermstreifen bezeichnet werden könnten. Es sind aber keine vollständigen hinteren Mesodermstreifen, weil die vorderen Makromeren sich bereits zu den Urnieren differenziert haben und ein Teil der Mikromeren die Anlage des Enddarmes gebildet hat, während ein andrer sich in der Leibeshöhle zerstreute. Diese Stränge ziehen von der Medianlinie an der Bauchseite nach den Seiten gegen die Urnieren zu und setzen sich mit den letzteren durch eine Kette von kleineren Zellen in Verbindung. Fig. 94*a*—*c*, *mesh* zeigt uns die Konfiguration derselben an einem Stadium, bei dem die Einstülpung der Schalendrüse kaum begonnen hat. Wir sehen in denselben neben den großen, grobkörnigen Komponenten, den jüngsten Derivaten der beiden medianen Makromeren, einige kleine chromatinreiche Zellen, welche anfangs besonders an den distalen Enden der Streifen angehängt sind. An einem der nächstfolgenden Schnitte derselben Serie sieht man aber ebenfalls ganze Reihen von Mesodermzellen, die vom Enddarme ausgehend die Anlage der Schalendrüse umziehen (Fig. 94*d*). An Präparaten erkennt man aber sofort, daß diese Zellreihen einer andern Quelle entstammen, als die soeben beschriebenen Mesodermstreifen, sie gehören nämlich dem sekundären Mesoderm, welches sich inzwischen bis an das Hinterende des Keimes ausgebreitet hat. Mit der Nierenbildung haben sie aber sicher nichts zu tun.

An Schnitten Fig. 97, 104*a*, welche nur etwas älteren Stadien

entnommen wurden, bemerkt man, daß an Stelle von Streifen rundliche, flach ausgebreitete Zellenhaufen entstanden sind, in denen man ohne weiteres die Komponenten der ersteren wieder erkennt. Noch deutlicher zeigen uns ihre Gestalt und ihre Zusammensetzung Flächenbilder Fig. 101. Diejenige Partie des Ectoderms, welche diese mesodermalen Zellhaufen überdeckt, ist anfangs nur ganz schwach, später auffallend stark vorgewölbt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt, unter denen man gewöhnlich mehrere in Mitose trifft. Ihre Teilspindeln liegen aber fast ausnahmslos tangentiell zur Oberfläche des Ectoderms, was auf eine Proliferation in der Fläche hindeutet.

Anfangs sind die beiderseitigen Zellenhaufen mehr oder weniger an Umfang einander gleich und die Zellen, aus denen sie zusammengesetzt sind, hängen nur lose miteinander zusammen, später bilden sie ganz dichtgedrängte Zellenmassen, in denen die Grenzen einzelner Zellen derart verwischt sind, daß das Ganze einem Syncytium ähnlich sieht (Fig. 105*n*). Der linke Zellenhaufen, der alsbald stärker entwickelt erscheint, bildet nun die erste Anlage der Niere, über deren mesodermale Herkunft wohl keine Zweifel mehr obwalten können, nachdem wir die Descendenz desselben Schritt für Schritt verfolgt haben. Die größeren Komponenten dieser Anlage behalten auch fernerhin ihren ursprünglichen mesodermalen Charakter, wenngleich sie inzwischen mehrfache Teilungen ausgeführt haben. Was die Mikromeren betrifft, deren Zahl an älteren Entwicklungsstufen sichtlich zunimmt und welche sich an der dem Entoderm zugekehrten Fläche der Anlage ansammeln, so gehört ein Teil derselben zweifellos den Urmesodermmikromeren an, der andre dürfte von den größeren Komponenten geliefert werden, welche öfters in stark inäqualer Teilung getroffen wurden, schließlich können wohl einige auch aus der Teilung der Mikromeren selbst hervorgehen.

Verfolgt man die Nierenanlage an Serien von Stadien verschiedenen Alters, so gewinnt man oft den Eindruck, daß eine Auswanderung der Ectodermzellen[1] behufs Vergrößerung der soeben beschriebenen Anlage stattfindet. Man bekommt manchmal ähnliche Bilder zu Gesicht, wie sie Meisenheimer in den Figuren 82—90 Taf. XXXV als Beweis für die ectodermale Herkunft der gemeinsamen Anlage von Niere und Herz bei *Limax* vorführt. Derartige Bilder

[1] Nach Pötsch ('04) treten auch bei *Planorbis corneus* Bilder auf, die einen engeren Zusammenhang der Nierenanlage (deren Ursprung dem Verfasser nicht ganz klar ist) mit dem Ectoderm vermuten lassen. Zool. Centralblatt. 1905. Nr. 67.

sind sehr verführerisch und man wäre versucht, auch bei *Physa* die Nierenanlage vom Ectoderm abzuleiten, wenn ihre mesodermale Herkunft durch direkte Beobachtung nicht sichergestellt wäre. Namentlich könnten Schnitte, wie der in Fig. 105 dargestellte, mit Recht als Beweise für eine ectodermale Ableitung ausgenutzt werden, da hier eine ganze Kette von Ectodermzellen soeben in die Furchungshöhle eingewandert zu sein scheint. Wir konnten aber trotz alledem nach Durchsicht mehrerer Dutzende von Schnittserien die Überzeugung gewinnen, daß es sich dabei tatsächlich um Auswanderung von Ectodermzellen in die Furchungshöhle handelt. Ebensowenig konnte die Beobachtung, daß einige Mesodermzellen keilförmig zwischen den Epithelzellen stecken, als ein Beweis für ihre Einwanderung in das letztere gedeutet werden. Wir fassen vielmehr diese Verschiebung der einzelnen Zellen als Ausdruck eines wechselseitigen Verkehrs zwischen dem Ectoderm und der Nierenanlage, bzw. den sie umgebenden Mesodermzellen auf. Sollte aber tatsächlich eine Auswanderung von Ectodermzellen stattfinden, so hätte sie allenfalls nicht den Zweck, die Anlage der Niere zu bilden, denn diese ist schon längst fertig.

Die weitere Differenzierung der Nierenanlage besteht anfangs fast nur in einer Vermehrung ihrer Komponenten. An Schnitten von Stadien mit wohl ausgebildeter Schalendrüse überzeugt man sich, daß die Anlage eine massive Platte bildet, deren kleinzellige, chromatinreiche Bestandteile an der Oberfläche liegen und die großzelligen zum Teil mantelartig einhüllen, zum Teil zwischen dieselben eindringen. Lange Zeit hindurch bleibt sie sonst fast unverändert liegen, bis etwa zu derjenigen Phase, wo die Schalendrüse ganz flach geworden ist und ihre Verschiebung von der Medianebene beginnt. Man sieht sie dann zunächst die Gestalt eines kurzen soliden Stranges annehmen, dann streckt sie sich mehr in die Länge, höhlt sich am inneren Ende aus, während das äußere, mit der Haut verbundene noch kein Lumen zeigt. Vielmehr sind hier die Zellen stark zusammengedrängt und wie der Schnitt Fig. 118 zeigt, beginnen einzelne Ectodermzellen in den Strang einzudringen.

Auch noch jetzt erkennt ein geübtes Auge, daß die Wandungen des Stranges aus großen Zellen bestehen, welche ein andres Aussehen zeigen, als die Ectodermzellen. An der Oberfläche des Stranges liegen ziemlich dicht kleinere mesodermale Zellen, welche wahrscheinlich die bindegewebigen Elemente der Niere zu liefern haben.

Über die weitere Differenzierung dieses an beiden Enden noch

blind endigenden Schlauches haben wir nicht viel zu berichten, sie besteht im Längswachstum desselben und einer Umbiegung an derjenigen Stelle, wo er mit dem Darm in Berührung kommt. Am Stadium Fig. 120 sehen wir die Niere in Gestalt eines langen Rohres, welches an der linken Seite der Schnecke links vom Enddarm nach außen mündet.

Die Beziehung der Niere zum Pericard wurde leider nicht näher verfolgt, desgleichen die Differenzierung einzelner Abschnitte, welche bereits Rabl beobachtet hat. Aus einigen Beobachtungen dürfte aber geschlossen werden, daß keine nennenswerten Abweichungen von der allgemein erkannten Norm vorkommen.

Es wurde oben bemerkt, daß während der Konstituierung der beiden hinteren Mesodermstreifen sich bald zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarmes liegende Zellenhaufen oder Platten bilden, von denen die linke sich zur Anlage der definitiven Niere differenziert. Wir hätten also noch der gegenseitigen Platte zu gedenken, welche kurz nach ihrem Entstehen wenigstens so groß, wenn nicht größer als die linke ist. Sie streckt sich aber sehr bald in die Länge und ihre Komponenten zeigen das Bestreben, sich nach vorn gegen die Kopfpartie, seitwärts gegen die linke Platte und die Basis des Enddarmes auszudehnen. An späteren Stadien (Fig. 120*a*, *b*, *mesh*) sieht man sie noch ziemlich umfangreich und mit der Nierenanlage durch eine Zellbrücke verbunden. Über die späteren Schicksale konnten keine sicheren Beobachtungen gesammelt werden, so viel ist aber sicher, daß mehrere von den größeren Zellen bis zur Torsion der Larve in der ursprünglichen Lage verharren, worauf sie auf die linke Seite herüberwandern. Allem Anschein nach entsteht aus diesem Material das Herz und Pericard und es ist auch nicht ausgeschlossen, daß demselben auch die Geschlechtsdrüsen ihren Ursprung verdanken.

Ist unsre Vermutung gerechtfertigt, alsdann würden bei *Physa* und *Planorbis* aus dem Urmesoderm sehr wichtige Organe hervorgehen, nämlich außer den Urnieren, der bleibenden Niere und dem Enddarm, deren mesodermale Abteilung wir im vorhergehenden nachgewiesen haben, auch das Herz, Pericard und die Geschlechtsdrüsen. Es bliebe somit nur ein ganz geringer Rest für das Mesenchym bzw. auch für das Cölom übrig. Das mittlere Keimblatt dieser Formen enthält also schon nach seiner ersten Differenzierung die Anlagen der genannten Organe und bringt sie in einer gewissen Zeitfolge zur Entfaltung. Zuerst differenzieren sich die Enteroblasten, darauf die Nephroblasten, dann folgen mehrere Differenzierungsteilungen der ge-

bliebenen Mutterzellen, welche schließlich in die beiden Mesodermstreifen zerfallen, aus denen die weiteren Anlagen hervorgehen.

Die mesodermale Ableitung der bleibenden Niere wurde bei den Pulmonaten nur ausnahmsweise versucht, im allgemeinen haben sie ältere Autoren aus dem Ectoderm abgeleitet.

Bei den Prosobranchiern leitet v. Erlanger ('91, '92) die Niere von *Paludina* und *Bythinia* vom Mesoderm, den Ausführungsgang vom Ectoderm ab. Bezüglich der Opisthobranchier hat Mazzarelli ('98) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen an vielen Larven und in Übereinstimmung mit v. Erlanger den Nachweis zu erbringen versucht, daß das sog. »anale Organ« derselben der definitiven Niere andrer Gastropoden entspricht, ferner daß es mit Ausnahme des ectodermalen ausführenden Porus der Hauptmasse nach aus dem Mesoderm gebildet wird. Höchst wichtig ist der Befund dieses Autors, daß es ganz allgemein einer paarigen Anlage entstamme, namentlich sind es zwei Zellen, die ursprünglich im Entoderm liegen, sich später von diesem abtrennen und in die Blastocölhöhle einwandern. Dieselben vereinigen sich später infolge der Drehung und bilden eine einzige, links vom Rectum gelegene Anlage, welche auch bei vielen Prosobranchiern an derselben Stelle liegt und die Anlage der definitiven Niere bildet. Somit ist diese Anlage nach Mazzarelli der linken Niere der monotocarden Prosobranchier homolog. Es wäre noch zu bemerken, daß der entodermale Entwicklungsmodus nach Mazzarelli nur als ein abgekürzter zu deuten wäre, während der eigentliche Nierensack unzweifelhaft aus dem Mesoderm hervorgeht.

Mit den Befunden bei den Opisthobranchiern lassen sich diejenigen bei *Physa* ganz gut in Einklang bringen. Man könnte auch hier die erste Anlage als paarig[1] ansehen, denn wenngleich derzeit noch ein direkter Nachweis dafür fehlt, daß die bleibende Niere von der anderseitigen Anlage einen Beitrag erhält, so halte ich dies für höchst wahrscheinlich.

Im strengen Gegensatze zu den oben erwähnten Befunden stehen diejenigen mehrerer älterer und neueren Beobachter, welche die Niere aus dem Ectoderm ableiten. Unter den letzteren verdienen die meiste Beachtung die Beobachtungen Meisenheimers ('98), welcher auf Grund einer sehr sorgfältigen Untersuchung den Beweis liefert, daß bei *Limax* die gemeinsame Anlage von Herz und Niere aus einer Wucherung des Ectoderms entsteht. Dieser Befund wurde von demselben

[1] Auch bei *Cyclas* (Ziegler) und *Paludina* (nach Tönniges) ist die Anlage paarig, bei *Dreissensia* (Meisenheimer) unpaar.

Beobachter auch für *Dreissensia* und *Cyclas cornea* ('01) bestätigt und näher präcisiert[1]. Wir hätten also wie bei der Urniere zwei Entwicklungstypen zu unterscheiden, den mesodermalen und ectodermalen. Als Stütze für die Auffassung MEISENHEIMERS können die Befunde HEYMONS ('93) bei *Umbrella* dienen, welche sich zwar nach Auffassung dieses Autors auf die larvale Niere beziehen, aber nach der Deutung MAZZARELLIS die bleibende Niere betreffen, ferner diejenigen CASTEELS ('04) bei *Fiona*, wo mit aller Sicherheit die Analniere aus dem Ectoderm (von $3c^{1111}$) herstammen soll.

In der kritischen Übersicht der bisherigen Angaben über die Ableitung der Niere sucht MEISENHEIMER (l. c.) die anders lautenden Befunde seiner Vorgänger, welche die Niere, sei es rein vom Mesoderm, sei es von diesem und dem Ectoderm ableiten, zugunsten seiner eignen Auffassung zu deuten. Wir haben oben hervorgehoben, daß man oft versucht ist, die Wucherung der Ectodermzellen dort anzunehmen, wo sie nicht stattfindet. Es ist in der Tat sehr schwer, wenn der histologische Charakter nicht zu Hilfe kommt, in einzelnen Fällen zu entscheiden, ob eine Auswanderung aus einem Keimblatte tatsächlich stattfindet, so daß eine Täuschung auch bei größter Sorgfalt und Vorsicht nicht ausgeschlossen ist. Sollten aber alle Beobachtungen über den ectodermalen Ursprung der Niere ganz richtig sein, alsdann hätten wir um einen Beweis mehr, daß die Natur sich an keine festen Regeln hält.

IV. Résumé.

1) Die Furchung des Eies von *Physa fontinalis* und *Ph. hypnorum* verläuft nach dem umgekehrten Furchungsmodus und weist einen ausgesprochen determinierten Charakter auf.

2) Dieselbe wurde synchron nur bis zum Stadium von 123 Zellen ganz genau verfolgt, die Geschichte der einzelnen Quartette konnte dagegen bis in die spätesten Stadien verfolgt werden.

3) Die Ursache des umgekehrten Furchungsmodus liegt höchstwahrscheinlich in der inversen Eistruktur der betreffenden Formen.

Den Spiraltypus halten wir mit CHILD ('00) für das Resultat der Selection, welche nicht nur passende Organisationen, sondern auch ontogenetische Entwicklungsweisen züchtet. Ein Abhängigkeits-

[1] Im Gegensatz zu MEISENHEIMER leitet ZIEGLER ('85) die Niere von *Cyclas* aus dem Mesoderm ab.

verhältnis zwischen der Spiralfurchung und der Schalendrehung läßt sich nicht streng nachweisen.

4) Das regelmäßige Alternieren der Spirale findet nur in den Anfangsstadien statt, hört bei *Physa* schon auf dem Stadium von 28 Zellen auf.

5) Die bilaterale Furchung beginnt mit der ersten Teilung von $4d$ am Stadium von 44—50 Blastomeren. Fast gleichzeitig (bei 52 Zellen) teilen sich die Zellen $3a^2$, $3b^2$, $3c^1$, $3d^1$ bilateral.

Die bilaterale Furchung führt nicht notwendig zur Ausbildung von Organanlagen, indem z. B. $3a^1$ und $3b^1$ sich bilateral teilen ohne Organanlagen zu bilden.

6) Die erste und zweite Teilung ist äqual. Das Zustandekommen des für Mollusken und Anneliden charakteristischen Viererstadiums mit gekreuzten Polarfurchen läßt sich ebensowenig auf rein mechanische Faktoren zurückführen wie das der weiteren Furchungsbilder. Die Ursache desselben liegt in den Blastomeren selbst, mechanische Faktoren üben nur einen sekundär determinierenden Einfluß aus.

7) Es werden nur drei Ectomerenquartette gebildet. Diese höchst wichtige Erscheinung in der Furchung der Mollusken und Anneliden steht wohl nicht im Zusammenhang mit der definitiven Sonderung der drei Keimblätter, sondern mit der Differenzierung der vier ursprünglichen Makromeren, welche von nun an nur ento- und mesodermale Elemente führen. Die definitive Sonderung der Keimblätter findet bei *Physa* erst bei 107 Zellen statt.

8) Die Furchung ist mit gleichzeitiger Differenzierung der Blastomeren verbunden, ohne welche die Erreichung des Endzieles nicht denkbar ist. Als äußerer Ausdruck derselben sind die stets nach demselben Typus verlaufenden stark inäqualen Teilungen in den wichtigsten Blastomeren, ferner das periodische Erscheinen und Verschwinden von tingierbaren Körnchen, unsrer Ectosomen (Taf. XXVII) auf den Stadien von 4—24 Zellen und ihre Wanderung nach dem Eicentrum zu betrachten.

9) Das Eiplasma spielt bei der Zellteilung eine aktive Rolle, welche sich im Aussenden und Einziehen von Fortsätzen, sowie im Einsinken und Emportauchen der Blastomeren äußert.

10) Der Embryo gewinnt am Stadium von 40 Zellen einen regelmäßigen radialen Bau. In den Hauptebenen liegt das erste, zweite und vierte, in den intermedianen das dritte Quartett.

11) Vom zweizelligen Stadium an erscheint eine geräumige Furchungshöhle, welche an den nachfolgenden Stadien periodisch

verschwindet und wiederkehrt. Sie steht nach unsrer Auffassung nicht nur in inniger Beziehung zum Stoffwechsel, sondern in unmittelbarer und nachweislicher Beziehung zum Furchungsprozesse (vgl. Abschn. 13).

12) Die Geschichte des ersten Quartetts wurde bis zu 59 Zellen genau verfolgt. Von dieser Zahl entfallen auf das Kreuz 51, auf die Trochoblasten 8 Zellen. Die Protoblasten der Kreuzfigur differenzieren sich nach dem Vorgange andrer Protoblasten durch eine dreimalige inäquale Teilung zu den »Basalzellen«, aus denen die ganze Kreuzfigur hervorgeht. Letztere tritt zuerst bei 40 Zellen deutlich auf. Das erste Quartett liefert einen Teil des Velums und der Kopfblase, ferner die Scheitelplatten, welche bloß aus den seitlichen und dem vorderen Kreuzarme entstehen. Erstere liefern hauptsächlich das Zellenmaterial für die Cerebralganglien, Augen und Tentakeln.

13) Das zweite Quartett, dessen Geschichte bis 77 Zellen verfolgt wurde, beginnt seine Differenzierung mit Abschnürung von indifferenten Zellen $2a^{1.1}$—$2d^{1.1}$. Es entwickelt sich bei *Physa* der sog. erste Somatoblast X ($2d^1$) nicht, jedoch hat diese Zelle eine eigne Geschichte und wird zum regen Wachstumscentrum. Die schwächste Entwicklung zeigt $2b$, aus dem nur ein Teil des Stomodäums, des Velums und Schlundes entsteht. Aus $2d$ geht die Schalendrüse, aus $2a$ und $2c$ ein Teil des Stomodäums und Oesophagus, sowie die Radulatasche hervor. Die kleinen ventralen, an die Entodermplatte anstoßenden Descendenten $2a^{2.2}$—$2c^{2.2}$ (sog. Stomatoblasten) werden eingestülpt und tragen zur Bildung des Oesophagus bei.

15) Das dritte Quartett, dessen Geschichte bis 57 Zellen verfolgt wurde, liefert das sekundäre Mesoderm, einen Teil des Stomodäums und Fußes. Seine zwölf ventralen Descendenten, die sich an das Entoderm anlehnen, werden zum größeren Teil mit derselben eingestülpt und tragen zum Verschluß des Blastoporus sowie zur Ausbildung des Oesophagus bei.

16) Das vierte Quartett und die Makromeren liefern ausschließlich das Entoderm. Es wird vor der Einstülpung noch ein fünftes und sechstes Quartett gebildet, im Ganzen 32—35 Entodermzellen.

17) Das primäre Mesoderm entwickelt sich aus $4d$, dessen Descendenz bis 24 Zellen (sechs Makromeren und 18 Mikromeren) verfolgt wurde. Es liefert mehrere wichtige Organanlagen.

18) Das sekundäre Mesoderm entsteht aus $3a^{2.1.1.1}$, $3a^{2.2.1.1}$ und $3b^{2.1.1.1}$, $3b^{2.2.1.1}$, deren Progenitur bis 16 Zellen verfolgt wurde.

Ihre endgültige Differenzierung vollzieht sich erst bei 107 Zellen, sie erzeugen die vorderen Mesodermstreifen, welche die Hauptmasse des Mesoderms bilden. Ihnen entstammen die Nuchalzellen, Fig. 117, welche als vorübergehende Bildung zu betrachten sind (s. Abschn. 18*c*).

19) Bei *Physa* läßt sich kein Gegensatz zwischen dem primären und sekundären Mesoderm feststellen, beide entwickeln sich nebeneinander und gehen ineinander über.

20) Die bei der Sonderung der beiden Mesodermanlagen erzeugten Mikromeren (rudimentäre Zellen) sind als Differenzierungsprodukte zu betrachten, deren wechselnde Endschicksale kaum zur Aufklärung ihrer phylogenetischen Rolle dienen können.

21) Keine von den sog. rudimentären Zellen des zweiten, dritten und vierten Quartetts geht in die Zusammensetzung des primären Entodermsackes ein.

22) Die Gastrulation beginnt bei 33 Zellen im Entoderm und über 200 im Keime und ist ein unmittelbares Resultat der Furchungsvorgänge. Die Gastrulainvagination beginnt bei gleichzeitiger Einsenkung des animalen Poles.

23) Der Blastoporus schließt sich nie ganz und geht direkt in den primären Schlund über. Der von hinten nach vorn fortschreitende Verschluß desselben wird unter Mitwirkung der Mikromeren des dritten Quartetts bewerkstelligt.

24) Das Stomodäum entsteht aus dem zweiten und dritten Quartett.

25) Die Radulatasche erscheint zunächst als eine paarige Einstülpung (Fig. 98*a*) hinter dem primären Stomodäum; sie entstammt dem zweiten Quartett.

26) Das Velum wird aus den vier vorderen Trochoblasten und den Descendenten von $2b^{1.2}$, $2b^{2.1}$, sowie von der Tipzelle $2b^{1.1}$ gebildet.

27) Die Urniere ist ein rein mesodermales Gebilde, welches sich aus den hinteren Makromeren des primären Mesoderms aufbaut. In ihrer vollendeten Gestalt besteht sie aus den für Basommatophoren typischen vier Zellen: einer Wimperzelle, zwei Excretionszellen und einer Ausführungszelle. Sie atrophiert sehr spät, nämlich nach Ausbildung der Schneckengestalt.

28) Die Wimperzelle erzeugt bei der Larve außer der Wimperflamme noch äußere Cilien (Fig. 88).

29) Die Cerebralganglien entstehen aus den Scheitelplatten, vielleicht unter Beteiligung des sekundären Mesoderms. Im

Zusammenhang mit denselben und aus demselben Zellmaterial entstehen durch Einstülpung die Augenblasen und durch Ausstülpung die Tentakeln.

30) Pedalganglien bilden sich unabhängig von den Cerebralganglien, ihre Anlagen konnten nicht bis auf einzelne Blastomeren verfolgt werden. Otocysten entstehen durch einen Einstülpungsprozeß.

31) Der Enddarm entsteht als solider Strang aus den Mikromeren der hinteren, medianen Makromeren des Urmesoderms, vorwiegend aus $m_1 m_1 = e_1 E$ der Autoren. An seiner Ansatzstelle an das Ectoderm erscheinen zwei große charakteristische, ectodermale Zellen, die »Analzellen«, welche sich bis zur Ausbildung des Proctodäums erhalten.

32) Die definitive Niere ist mesodermal, wahrscheinlich auch das Herz, Perikard und die Geschlechtsdrüse. Alle nehmen in den hinteren Platten des primären Mesoderms ihren Ursprung.

33) Der Beginn der Asymmetrie läßt sich bei *Physa* ebensowenig wie bei *Planorbis* (~~Rabl~~) auf eine einzelne Entodermzelle zurückführen. Sie erscheint schon vor der Gastrulation und mag in ungleichmäßiger Entwicklung des Mesoderms bedingt sein.

34) Aus den Beobachtungen der Differenzierungsvorgänge und der Organogenese bei *Physa* kann auf eine frühzeitige Lokalisierung von organbildenden Substanzen in einzelnen Blastomeren (im Sinne Conklins ['05]) nicht geschlossen werden. Es können nämlich aus Zellen desselben Ursprungs verschiedene Organe entstehen, z. B. aus den Descendenten vor $4d$: die Larvalnieren, Muskeln und Bindegewebe, wahrscheinlich auch das Herz und die Geschlechtsdrüse.

35) Für eine strenge Homologisierung der Blastomeren und Keimblätter fehlen zurzeit noch sichere Anhaltspunkte.

Literaturverzeichnis.

'82. I. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll. Diese Zeitschrift. XXXVI.

'83. —— Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gasteropoden. Diese Zeitschrift. XXXVIII.

'00. D. Carazzi, L'embryologia dell' Aplysia limacina L. fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Anat. Anz. XVII.

'00. —— Georgevitch und die Embryologie von Aplysia. Ibid. XVII.

'04. B. D. Casteel, The Cell-Lineage and Early Development of Fiona marina, a Nudibranchiate Mollusk. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia.

'00. C. M. Child, The Early Development of Arenicola and Sternaspis. Arch. f. Entwm. der Organismen. Bd. IX. Heft 4.

'91. E. G. Conklin, Preliminary note on the Embryology of Crepidula fornicata and of Urosalpinx cinerea. J. Hopkins Univ. Circul. Vol. X. Nr. 88.
'97. —— The Embryology of Crepidula. Journ. of Morph. Vol. XIII.
'98. —— Cleavage and Differentiation. Biol. Lect.
'05. —— Mosaic Development in Ascidian Eggs. Journ. Exp. Zool. Vol. II.
'94. H. E. Crampton, Reversal of Cleavage in an Sinistral Gasteropod. Ann. N. Y. Ac. of Sc. VIII.
'96. —— Experimental Studies on Gasteropod Development. Arch. f. Entwickl. III.
'94. H. Driesch, Analytische Theorie der organ. Entwicklung. Leipzig.
'96. —— Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entwickm. IV. 1.
'98. —— Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entwickm. VI. 2.
'99. —— Die Lokalisation morphogener Vorgänge. Ibid. VIII. 1.
'99. —— Die Methode der Morphologie. Biol. Centralbl. XIX. 2.
'91. R. Erlanger, Zur Entwicklung der Paludina vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
'91. —— Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. Zool. Anz.
'94. —— Zur Bildung des Mesoderms bei der Palud. vivipara. Morph. Jahrb. Bd. XXII.
'80. H. Fol, Developpement des Gasteropodes pulmones. Arch. Zool. Exp. Gen. Tom. VIII. 1.
'04. T. Fujita, On the Formation of the Germinal Layers in Gasteropoda. Journ. College of Sci. Imp. Univ. Tokio. Vol. XX. Art. 1.
'03. T. Garbowski, Morphogenetische Studien. Jena.
'03. —— Über parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. Bull. Ac. Sc. Cracovie.
'00. P. M. Georgevitch, Zur Entwicklungsgeschichte von Aplysia depilans L. Anat. Anz. XVIII.
'81. B. Hatschek, Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III.
'86. —— Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus Phil. Arb. Zool. Inst. Wien. VI.
'99. H. Heath, The Development of Ischnochiton. Zool. Jahrb. XII.
'00. K. Heider, Das Determinationsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
'93. R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea Lam. Diese Zeitschrift. LVI.
'02. R. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Diese Zeitschrift. LXXII.
'99. S. Holmes, Reversal of Cleavage in Ancylus. Americ. Natur. XXXIII.
'00. —— The Early Development of Planorbis. Journ. of Morph. Vol. XVI.
'96. H. S. Jennings, The Early Development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. XXX. 1.
'95. C. A. Kofoid, Early Development of Limax. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXVII. 2.
'96. Kostanecki und Wierzejski, Über das Verhalten der sog. achromat. Substanzen im befrucht. Ei. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.
'95. F. R. Lillie, Embryology of the Unionidae. Journ. of Morph. Vol. X.
'99. —— Adaptation in Cleavage. Biol. Lect.

'01. F. R. Lillie. The Organisation of the Egg of Unio. Journ. of Morph. Vol. XVII.
'81. E. L. Mark. Maturation. Fecondation and Segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. VI.
'98. G. Mazzarelli. Bemerk. über die Analniere der freileb. Larven der Opisthobranch. Biol. Zentralbl. Bd. XVIII.
'97. A. D. Mead. The Early Development of Marine Annelids. Journ. of Morph. Vol. XIII.
'96. S. Meisenheimer. Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. 1. Teil. Furch. u. Keimblätterbild. Diese Zeitschrift. LXII. Bd.
'98. —— Organogenese einer Lungenschnecke. Ibid. LXIII. Bd.
'98. —— Über die Urniere der Süßwasserpulmonaten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Heidelberg.
'99. —— Zur Morphologie der Urniere d. Pulmonaten. Diese Zeitschrift. LXV. Bd.
'99—00. —— Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Ibid. LXIX. Bd. — Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere u. Genitalzelle bei Cyclas etc. Ibid.
'86. W. Patten, The Embryology of Patella. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI.
'79. C. Rabl. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. V.
'80. —— Über den »Pediele of Invagination« und das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrb. Bd. VI.
'03. A. Robert. Recherches sur le développement des Troques. Thése 24 mars 1903. Arch. Zool. expér. Serie X.
'03. —— Essai sur quelques lois de la segmentation à propos de l'embryogenie du Troque. Bull. Scient. de la Fac. des Sc. Paris.
'04. —— Le mésoderme du Troque. Mem. Soc. Zool. de France. T. XVII. Prem. partie.
'96. C. Tönniges. Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Diese Zeitschrift. LXI. Bd.
'03. J. C. Torrey. The Early Embryology of Thalassema melitta Conn. Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XIV.
'01. H. L. Treadwell, The Cytogeny of Podarke obscura. Journ. of Morph. Vol. XVII.
'97. A. Wierzejski. Über die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis L. Biol. Centralbl. XVII.
'94. E. B. Wilson. The Mosaic Theorie of Development. Biol. Sect. Woods Holl.
'96. —— On Cleavage and Mosaic Work. Arch. f. Entw.
97. —— Considerations on Cell Linneage and Ancestral Reminiscence. Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XI.
'98. —— Cell Linneage and Ancestral Reminiscence. Ann. N.Y. Acad. Sc. Vol. XI. Nr. 1.
'85. E. Ziegler. Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Diese Zeitschrift. XLI. Bd.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind, sofern nicht eine andre Vergrößerung ausdrücklich angegeben wurde, bei Zeiss Obj. D. Oc. II mit dem Zeichenprisma nach konservierten Objekten entworfen. Das histologische Detail wurde nicht eingetragen. Auf sämtlichen Furchungsbildern wurden die Elemente des primären Mesoderms in veilchenblauer, die Makromeren des sekundären Mesoderms in rosaroter, die

ersten zwei Paare der von ihnen herstammenden Mikromeren in grüner Farbe hervorgehoben.

Erklärung der allgemein durchlaufenden Bezeichnungen.

äc, äußere Cilien der Wimperzellen;
an, Analzelle;
anx, Anheftungszellen der Uniere;
arh, Archenteronhöhle;
art, Anlage der Radulatasche;
aug, Augenblase;
äuss.un, äußere Urnierenöffnung;
aus.x, ausführende Zelle der Urniere;
at, Atemhöhle;
bl, Blastoporus;
blm, Blindsack des Mitteldarmes;
d, Darm;
dp, Darmplatte;
ect, Ectoderm;
ed, Enddarm;
eda, Enddarmanlage;
eins, Einstülpung;
ekt, Ectosomen;
en, Entoderm;
eis, Eiweiß;
eix, Eiweißzelle;
ev, Vacuole in der Endzelle der Niere;
exx, Excretionszelle;
f, Fuß;
gc, Gangl. cerebrale;
g.ped, Gangl. pedale.
g.vise, Gangl. viscerale;
kb, Kopfblase;
l, Leber;
ll, linker Leberlappen;
m, Mantel;
ma, Magen;
mf, mittlere Zellen des Fußes;
mesh, hintere Mesodermstreifen;
mesp, Mesodermplatte;
mi, Mikromeren;
ml, Mundlappen;
n, definitive Niere;
nu, Nuchalzellen;
oe, Oesophagus;
ot, Otocyst;
re, Radulaeinstülpung;
rl, rechter Leberlappen;
rt, Radulatasche;
rx, Riesenzelle;
s, Schale;
sd, Schalendrüse;
sec.mes, secundäres Mesoderm;
sp, Scheitelplatte;
St, Stomodäum;
uk, Urnierenkanal;
un, Urniere;
ux, Urnierenzelle;
V, Velum;
vk, Vacuole;
wf, Wimperflamme;
wx, Wimperzelle;
x, Einstülpung im Mantelrand, Riechgrube?

Tafel XVIII.

Fig. 1. Ei nach der Zweiteilung; Lage des Zwischenkörpers außerhalb der Eiachse; die hintere Blastomere soll mit *CD* statt mit *CB* bezeichnet sein.

Fig. 2. Teilung in vier Blastomeren vom animalen Pol gesehen. Polare Knickung der ersten Furche.

Fig. 3. Das vierzellige Stadium vom animalen Pol gesehen. Ausbildung der Polarfurchen.

Fig. 4. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol gesehen. Übergang ins Ruhestadium, Lage des Zwischenkörpers, Ectosomen, *ekt*.

Fig. 5. Übergangsphase zum achtzelligen Stadium. Die Spiraldrehung sehr stark ausgeprägt. Ectosomen am vegetativen Pole.

Fig. 6. Achtzelliges Stadium, animaler Pol.

Fig. 7. Achtzelliges Ausnahms-Stadium, in welchem alle acht Zellen gleichzeitig in Teilung begriffen sind. Vom animalen Pol.

Fig. 8. Dasselbe, seitliche Ansicht.

Fig. 9. 16-zelliges Stadium vom animalen Pol gesehen. Geräumige Furchungshöhle.

Fig. 10. Dasselbe, Seitenansicht. Furchungshöhle.

Fig. 11. Bildung des 24-zelligen Stadiums; animale Hälfte.

Fig. 12. Dasselbe; vegetative Hälfte.

Fig. 13. 24-zelliges Stadium unmittelbar nach der Teilung von acht Zellen; vegetative Hälfte.

Fig. 14. 24-zelliges Ruhestadium; animale Hälfte. Erste Andeutung der Kreuzfigur.

Fig. 15. Dasselbe; vegetative Hälfte. An der Polarfurche die vier charakteristischen Körnchengruppen »Ectosomen«. Die Figur etwas zu stark nach rechts verdreht.

Fig. 16. 29-zelliges Stadium; animale Hälfte. Die Zellen $2a^2$—$2d^2$ in Teilung.

Fig. 17. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die hintere Makromere $3D$ geteilt.

Fig. 18. 33zelliges Stadium; animale Hälfte. Das erste Quartett in Teilung begriffen.

Fig. 19. Dasselbe; vegetative Hälfte. Der rechte in der Figur der linke Protoblast des sekundären Mesoderms geteilt.

Tafel XIX.

Fig. 20. 37zelliges Stadium. Vegetative Hälfte; das dritte Quartett in erster Teilung begriffen.

Fig. 21. 40zelliges Stadium; animale Hälfte. Verspätete Teilung von $1d^1$.

Fig. 22. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das dritte Quartett geteilt. An beiden Hälften tritt die radiäre Anordnung deutlich hervor.

Fig. 23. Übergang zum 44zelligen Stadium. Vegetative Hälfte. Bildung des vierten Quartettes.

Fig. 24. 44zelliges Stadium; animale Hälfte. Die vorderen Trochoblasten ($1a^2$, $1b^2$) in Teilung begriffen.

Fig. 25. Dasselbe; vegetative Hälfte. Symmetrische Anordnung der Makromeren zur Polarrosette.

Fig. 26. 49zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilungen von $2a^{1.2}$—$2d^{1.2}$.

Fig. 27. Dasselbe; vegetative Hälfte. Bilaterale Teilung des Urmesoderms.

Fig. 28. 52zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von $2d^{2.1}$.

Fig. 29. Dasselbe; vegetative Hälfte. Bilaterale Teilung von $3a^2$, $3b^2$, $3c^1$ und $3d^1$.

Fig. 30. 57zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilungen im ersten und zweiten Quartett.

Fig. 31. Dasselbe; vegetative Hälfte. Erste Teilung des vierten Quartetts.

Fig. 32. 64zelliges Stadium; animale Hälfte. Bildung der äußeren Medianzellen des Kreuzes in $1a^{12}$—$1c^{12}$.

Fig. 33. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das vierte Quartett bilateral geteilt.

Fig. 34. Vegetative Hälfte eines etwas älteren Stadiums. Lage der Teilungsspindeln in den beiden Urmesodermzellen vor der Erzeugung des ersten Mikromerenpaares.

Fig. 35. 73zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von $3a^1$ und $3b^1$, $3c^{1.1}$ (Immersion).

Fig. 36. Dasselbe; vegetative Hälfte. Inäquale Teilung der vier Zellen des sekundären Mesoderms, sowie der Zellen $3c^{1.1}$ und $3d^{1.2}$; Erzeugung von Mikromeren im dritten Quartett. Immersion.

Tafel XX.

Fig. 37. 78zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung von $1d^2$ und $3d^{1.1}$.

Fig. 38. Dasselbe; vegetative Hälfte. Das sekundäre Mesoderm in zweiter Teilung begriffen. Zweite Teilung des vierten Quartetts.

Fig. 39. 82zelliges Stadium; animale Hälfte. 16zellige regelmäßige Kreuzfigur.

Fig. 40. Dasselbe; vegetative Hälfte. Teilungen in den beiden hinteren Quadranten des dritten Quartetts, im vierten Quartett und von $2b^{2.2}$ und $2c^{1.2.2}$. Quere Lage der Spindel in $4b^2$.

Fig. 41. 92zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung der Basalzellen des Kreuzes $1a^{1.2.1}$ und $1c^{1.2.1}$ und von $2d^{1.2\,2}$.

Fig. 42. Dasselbe; vegetative Hälfte. Dritte Teilung von $4d$(M), Teilung von $2a^{2.2}$, $2c^{2.2}$, ferner frühzeitige Teilung der Makromere $4B$.

Fig. 43. 97zelliges Stadium. Animale Hälfte. Teilung der Basalzelle $1b^{1.2.1}$, der Apicalzellen, ferner der Zellen $2d^{1.2.1}$, $2d^{1.2.2}$ und $2c^{2.1.2}$.

Fig. 44. Dasselbe, vegetative Hälfte. Entodermplatte 16gliedrig, dreieckig; das Urmesoderm in dritter Teilung begriffen.

Fig. 45. 106zelliges Stadium, animale Hälfte. Wichtige Teilungen im zweiten Quartett und in den Apicalzellen. Arm d der Kreuzfigur verschoben.

Fig. 46. Dasselbe; vegetative Hälfte. Teilungen im sekundären Mesoderm. Abschnürung des fünften Quartetts soeben vollendet. Teilung von $2d^{2.2}$.

Fig. 47. 116zelliges Stadium; animale Hälfte. Teilung der Apicalzelle $1c^{1.1}$, ferner Teilungen im zweiten und dritten Quartett der Quadranten c und d.

Fig. 48a. Dasselbe; vegetative Hälfte.

Fig. 48b. Anordnung der sechs Zellen des primären Mesoderms desselben Stadiums.

Fig. 49. 123zelliges Stadium in Ruhe. Animale Hälfte. Beginnende Einsenkung am animalen Pol.

Fig. 50. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die regelmäßige Entodermplatte schildförmig gewölbt, ihr hinterer Rand erhoben.

Tafel XXI.

Fig. 51. Optischer Querschnitt durch ein 125zelliges Stadium, um die Lage des primären und sekundären Mesoderms zu zeigen. Die vier Makromeren des ersteren in vierter Teilung begriffen. Zwischen den Zellen des sekundären Mesoderms treten radiale Spalten auf.

Fig. 52. 134zelliges Stadium; animale Hälfte. Beginn der Längsteilung der Kreuzarme von den Basalzellen aus. Einsinken der Apicalrosette. Das Kreuz zählt 25 Zellen. An der Peripherie Teilungen im zweiten und dritten Quartett.

Fig. 53. Dasselbe; vegetative Hälfte. In der Entodermplatte dritte Teilung der Zellen des vierten Quartetts; Teilung der Makromeren ($3a^{2.1.1.1}$ und $3a^{2.2.1.1}$ des sekundären Mesoderms.

Fig. 54. Dasselbe; optischer Querschnitt, mit Teilungen in den beiden Mesodermanlagen.

Fig. 55. Paramedianer Längsschnitt durch ein etwa 143zelliges Stadium. Signifizierung nur annäherungsweise. Immersion.

Fig. 56. Ungefähr 150zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das in der Mitte bereits merklich verbreiterte Kreuz zählt 27 Zellen. (Immersion.)

Fig. 57. Dasselbe; vegetative Hälfte. Die Entodermplatte zählt 21 Zellen. Teilungen in den vorderen Quadranten des dritten Quartetts, die Zellen $3c^2$ und $3d^2$ geteilt. Teilungen in der Peripherie.

Fig. 58. Optischer Querschnitt durch einen Keim beinahe desselben Alters. Gruppierung der acht Zellen des sekundären Mesoderms. (Vom vegetativen Pol aus gesehen.)

Fig. 59. Ungefähr 180zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das Kreuz zählt 31 Zellen, die apicale Einsenkung ist größer geworden. Teilung von $1b^{1.2.2}$ vollzogen. Starke Ausbildung und Vorwölbung der Trochoblasten (Immersion).

Fig. 60. Vegetative Hälfte eines ungefähr gleichalterigen Stadiums mit 32zelligem animalem Kreuze. Wichtige Querteilungen im zweiten Quartett von $2b^{1.2.2}$ und $2b^{2.1.2}$, $2b^{2.2.2}$, $2a^{2.2.1}$ und $2c^{2.2.1}$ und von $4D$!

Fig. 61. Ein andres gleichalteriges Stadium. Animale Hälfte. Auffallend starke Einsenkung des 31zelligen Kreuzes. Der Arm D durch Einsenkung deformiert (Immersion).

Tafel XXII.

Fig. 62. Dasselbe Stadium wie in Fig. 61. Vegetative Hälfte. Die Entodermplatte zählt 32 Zellen. Sekundäres Mesoderm noch nicht ganz in das Innere eingesunken. Teilung von $2a^{2.2.1}$ und $2c^{2.2.1}$. Immersion.

Fig. 63. Ungefähr 182zelliges Stadium. Animale Hälfte. Das Kreuz zählt 34 Zellen. Teilungen in den Intermedianzellen im vorderen Kreuzarme und in den hinteren Quadranten des dritten Quartetts (Immersion).

Fig. 64. Dasselbe; vegetative Hälfte unmittelbar vor der Einsenkung des Entoderms. Die Entodermplatte zählt 32 Zellen. Der Keim asymmetrisch nach rechts verschoben. Teilung von $3d^{2.1}$ und $5c$ (Immersion).

Fig. 65. Vegetative Hälfte eines Stadiums von ähnlichem Alter (die Gesamtzahl der Zellen im Keime beträgt indessen nur etwa 170 Zellen, das animale Kreuz zählt 38 Zellen). Die Entodermplatte zählt 34 Zellen. Erzeugung des sechsten Quartetts in $5A$ und $5B$. Teilungen der Randzellen im zweiten Quartett. Teile des sekundären Mesoderms sind noch oberflächlich sichtbar (Immersion).

Fig. 66. Die Mesodermanlagen aus einem Keime mit 31zelligem Kreuze. Beginnende Verdoppelung der Zellenzahl des sekundären Mesoderms von (8—16). Differenzierung der Nephroblasten (*nephr*) $M^{1.1}$ und $M^{2.1}$.

Fig. 67. Vegetative Hälfte; das Kreuz zählt 40 Zellen, die Entodermplatte 38, Gesamtzahl 220 Zellen. Sehr regelmäßige Figur, um die Gruppierung der Rand- und Eckzellen der einsinkenden Entodermplatte zu zeigen. Teilung der Velarzellen $2b^{2.1.1}$ und $2b^{1.2.1}$. Immersion.

Fig. 68. Animale Hälfte eines Keimes mit 38zelligem Kreuze. Selten beobachtete Teilung der Tipzelle $2b^{1.1}$. Weitere Aufteilung des Kreuzes. Teilung von $2c^{1.2.1.1}$. Verschiebung der ganzen Kreuzfigur nach vorn (Immersion).

Fig. 69. Dasselbe; Vegetative Hälfte. Entodermplatte zählt 34 Zellen. Teilung von $2b^{1.2.1}$, $2b^{1.1}$, anormale dritte Teilung von $3d^{2.1.1}$. Teilung im zweiten Quartett. Die Entodermplatte in der Gegend der Makromeren und des fünften Quartetts tief eingestülpt. Die Makromere $4D$ geteilt.

Tafel XXIII.

Fig. 70. Gastrulationsprozeß weiter vorgeschritten als in Fig. 69. Die Entodermplatte tief eingesunken, teilweise Einstülpung der ectodermalen Blastoporuslippen (Immersion).

Fig. 71. Vegetative Hälfte eines Gastrulastadiums mit beginnendem Verschluß der Blastoporuslippen. Teilung der Mikromeren des sekundären Mesoderms $3b^{2.1.2}$ und $3a^{1.2.2}$.

Fig. 72. Ein versilberter Keim mit 34zelligem Kreuze. Animale Hälfte. Starke Verbreiterung der hinteren Trochoblasten samt dem Arme *D*. Das Kreuz gewinnt eine ankerförmige Gestalt infolge der Verschiebung nach vorn.

Fig. 73. Ein Teil der animalen Hälfte eines Keimes mit 53zelligem Kreuze. Weitere Aufteilung der Basalzellen in seitlichen Armen des Kreuzes. Die Basalzelle des Armes *b* noch immer ungeteilt. Die Apicalzellen merklich vergrößert. Das Kreuz beginnt sich in zwei seitliche Zellgruppen zu zerteilen (Immersion).

Fig. 74. Animale Hälfte eines Keimes mit 71zelligem Kreuze und weit offenem Gastrulamunde. Das Kreuz in zwei polsterartige Zellgruppen (die künftigen Scheitelplatten) aufgelöst. Der Arm *D* und die Apicalzellen werden durchsichtig und flach. Die äußeren Medianzellen des Vorderarmes $1b^{1.2.2.1}$ und $1b^{1.2.2.2}$ geteilt; der Vorderarm vierzeilig. Die transversalen Arme sind wegen der starken Zellvermehrung nicht mehr bestimmbar (Immersion).

Fig. 75. Vegetative Hälfte eines späten Gastrulastadiums. Der Urmund stark verengt, weit nach vorn gerückt. Die seitlichen Zellengruppen der Quadranten *a* und *c* treten polsterförmig hervor.

Fig. 76. Animale Hälfte eines Keimes mit 45zelligem Kreuze. Auffallende Verbreiterung des vorderen Armes; Teilung von $1b^{1.2.1.2.1.1}$ und $1b^{1.2.1.2.2.1}$ (Immersion).

Fig. 77. Stadium mit hoher Kopfblase, scharf abgegrenzten Scheitelplatten und sehr stark verengtem Blastoporus. Schicksale der Apicalzellen. Silberpräparat (Immersion).

Fig. 78. Ein etwas jüngeres Stadium. Kopfblase von oben gesehen, um das Verhalten der beiden seitlichen und der hinteren Tipzellen zu zeigen. Silberpräparat.

Fig. 79 *a*. Seitenansicht eines Embryos mit angelegter Schalendrüse und Radulatasche. Zusammensetzung des Velums.

Fig. 79 *b*. Idem von der Bauchseite, um das Velum, die durchsichtige Scheidewand zwischen den Scheitelplatten, sowie die aus hellen Zellen gebildete Furche zwischen den beiderseitigen Fußhöckern zu zeigen. Beide Figuren nach einem Silberpräparate.

Fig. 80. Zusammensetzung des Velums einer älteren Larve mit begonnener Torsion. Rechte Seite.

Fig. 81. Optischer Längsschnitt durch ein Gastrulastadium. Blastoporus stark verengt, aber noch immer offen; lange Fortsätze der Entodermzellen gegen das Ectoderm. Teilung von $M^{2.2}$ und $m^1{=}e$, letztere soll mit der kleineren, geteilten Zelle verbunden werden.

Tafel XXIV.

Fig. 82. Mesoderm bei Beginn der Gastrulation. Erzeugung des siebenten Mikromerenpaares, das dritte (m_3) in Teilung begriffen (Immersion).

Fig. 83. Mesoderm eines etwas jüngeren Stadiums, die medianen Makro-

meren haben erst die Furchungsspindeln ausgebildet. Mikromere m_3 noch ungeteilt, der ganze Embryo asymmetrisch, nach links verschoben (Immersion).

Fig. 84. Mesoderm einer Gastrula mit ziemlich hoher Kopfblase. Die medianen Makromeren sind seitwärts auseinandergewichen. Erste Teilung der medianen Mikromeren m_1 (Immersion).

Fig. 85 *a*. Mesoderm eines jüngeren Stadiums; $M_{1.2}+..$ und $M_{2.2}+..$ stoßen noch in der Mittellinie zusammen; die vorderen Nephroblasten N^2 erzeugen das achte Mikromerenpaar (m_8) (Immersion).

Fig. 85 *b*. Die rechte Urnierenanlage eines andern Embryos, die Mikromere m_8 wird nach innen abgegeben. Das sekundäre Mesoderm umgibt den vorderen Nephroblasten (Immersion).

Fig. 86. Horizontalschnitt durch ein Gastrulastadium. Beide Mikromeren $m_1\, m_1$ in Teilung. Anlage des Enddarmes. Vorn die eingestülpten Mikromeren *mi* des dritten Quartetts.

Fig. 87. Optischer Sagittalschnitt einer Gastrula. Die Anlage der rechten Urniere, die von sekundären Mesodermzellen und Mikromeren des primären Mesoderms ganz umhüllt ist, N_2 in Teilung.

Fig. 88. Urniere in ihrer vollendeten Ausbildung. Die Wimperzelle mit äußeren Cilien. Urnierenkanal knieförmig.

Fig. 89 *a*. Urniere aus fünf Zellen zusammengesetzt; mittleres Stadium.

Fig. 89 *b*. Ein Stück der Urniere eines älteren Stadiums, der Urnierenkanal dringt in die ausführende Zelle ein.

Fig. 90. Urniere aus vier Zellen zusammengesetzt, kurz vor ihrer endgültigen Konstituierung. Schnitt aus einem Veliger-Stadium.

Fig. 91. Sagittalschnitt eines Gastrulastadiums. Beginnende Differenzierung der Entodermzellen; die Mikromeren $m_1\, m_1$ geteilt, Verhältnis der eingestülpten Mikromeren *mi* zum Archenteron.

Fig. 92 *a*. Larve mit hoher Kopfblase, mit Velum, mit der Anlage der Schalendrüse, des Stomodäums, des Fußes und Enddarmes.

Fig. 92 *b*. Idem. Optischer Sagittalschnitt.

Fig. 92 *c*. Idem. Hintere Archenteronwand mit der Darmplatte und Anlage des Enddarmes. Bildung der hinteren Urmesodermstreifen aus $M^{12}+..$, $M^{22}+..$

Tafel XXV.

Fig. 93 *a*. Embryo mit erster Anlage der Schalendrüse. Querschnitt durch den Oesophagus, an dessen Einmündungsstelle in den Mitteldarm.

Fig. 93 *b*. Vierter Schnitt derselben Serie (Immersion). Darmplatte rechts stärker ausgebildet als links, ventralwärts vertieft und mit der Anlage des Enddarmes verlötet.

Fig. 93 *c*. Der nächstfolgende Schnitt; die Anlage des soliden Darmstranges tritt noch deutlicher hervor, derselbe ist beiderseits von den Eiweißzellen umfaßt, proximalwärts mit der Darmplatte, distalwärts mit der Analzelle verbunden.

Fig. 94 *a—d*. Querschnitte durch ein jüngeres Stadium wie das vorhergehende: *a*, mittlerer, *b—d*, drei weitere aufeinanderfolgende Schnitte durch die Ebene des Enddarmes. Die Anlage des letzteren noch sehr plump. Bildung der hinteren Mesodermstreifen.

Fig. 95 *a* und *b*. Zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Sagittalschnitte einer Trochophora. Einstülpung der Schalendrüse. Ablenkung des Enddarmes nach unten und hinten, die kleinzellige Partie des Mitteldarmes an der Gastralseite

schon mit dem Oesophagus verbunden, an der Dorsalseite nähert sie sich erst demselben.

Fig. 96. Jüngeres Stadium. Rechter paramedianer Schnitt einer Sagittalserie. Die Darmplatte noch schwach ausgebildet, Enddarm nach rechts abgelenkt

Fig. 97. Querschnitt durch die Ebene des Enddarmes, die Darmhöhle in dorsoventraler Richtung eingedrückt und um die Horizontalachse gedreht. Hintere Mesodermstreifen bilden sich zu Platten um.

Fig. 98*a*. Embryo mit erster Anlage der paarigen Radulatasche außerhalb der primären Mundhöhle.

Fig. 98*b*. Frontalschnitt der Radulaanlage und des Stomodäums eines gleichalterigen Stadiums.

Fig. 99. Totalansicht einer jungen Larve mit wohl ausgebildetem Velum. Urniere, Radulatasche, Fuß und mit niedriger Kopfblase.

Fig. 100. Der ganze Darmkanal einer Larve fast desselben Alters von rechts. Der blinde Divertikel des Mitteldarmes im regen Wachstum begriffen.

Fig. 101. Ein Teil einer Larve wie in Fig. 99 von der Bauchseite gesehen, die beiden Streifen des Urmesoderms zu Platten umgebildet, die symmetrisch zu beiden Seiten des Enddarmes (*ed*) liegen. Die Analzellen sichtbar.

Fig. 102. Sagittalschnitt durch den Oesophagus; zeigt die Ausdehnung der kleinzelligen Darmwand.

Fig. 103. Rechter Paramedianschnitt durch ein etwas älteres Stadium, der Enddarm teilweise vom blinden Divertikel des Magens verdeckt.

Fig. 104*a*. Anlage der definitiven Niere. Der Schnitt geht auf die linke Hälfte des Embryos über.

Fig. 104*b*. Die Nierenanlage stärker vergrößert, um die charakteristischen Mesodermzellen zu zeigen.

Fig. 105. Sagittalschnitt durch die mesodermale Nierenanlage. Anscheinende Auswanderung der Ectodermzellen (Immers.).

Tafel XXVI.

Fig. 106. Ältere Larve vom Rücken. Einstülpung der Scheitelplatten über dem Velum, Anlage der Nuchalzellen (*nu*); Oesophagus und Schalendrüse nach rechts abgelenkt, die dünne Rückenhaut aus denselben 13 Zellen zusammengesetzt, welche ursprünglich die Kopfblase bildeten.

Fig. 107. Darmkanal einer etwas älteren Larve in drei Ansichten: *a*, vom Rücken, *b*, von der Bauchseite, *c*, von rechts.

Fig. 108. Darmkanal einer bedeutend älteren Larve im optischen Längsschnitt. Der Enddarm kommuniziert noch nicht mit der Magenhöhle.

Fig. 109. Etwas schiefer Frontalschnitt durch den Oesophagus und den Enddarm eines bedeutend jüngeren Stadiums. Enddarm nach links ausgebogen.

Fig. 110. Ein aus mehreren Schnitten kombiniertes Bild, um die Konfiguration des Darmkanals an diesem Stadium zu veranschaulichen.

Fig. 111. Erwachsener Embryo nach Abnahme der kleineren rechten Hälfte. Urniere und Nuchalzellen in Rückbildung; Enddarm und Niere links, Faltung der Magenwand und Leberdivertikel.

Fig. 112*a*, *b*. Zwei anschließende Frontalschnitte, Bauchseite. Nierenanlage durch eine Zellbrücke mit der rechten Platte des Urmesoderms verbunden.

Fig. 113. Schnitt durch den Oesophagus, Radulatasche und Fuß. Anlage der Ganglien und Sinnesorgane, Lage der Nuchalzellen, Wimperzellen, Orientierungsschnitt.

Fig. 114. Einstülpung der Augengrube.

Fig. 115. Aus drei Sagittalschnitten kombiniertes Bild. Lage der drei Hauptganglien.

Fig. 116. Frontalschnitt. Ausgebildetes Stadium. Schließliche Lage der Nuchalzellen.

Fig. 117. Nuchalzellen, *a* beim Beginn der Rückbildung; *b* zu Ende derselben.

Fig. 118. Bildung des Ausführungsganges des Nierensäckchens.

Fig. 119. Embryo beim Beginn der Ausbildung der Atemhöhle.

Fig. 120. Erwachsener Embryo von der linken Seite kurz vor dem Ausschlüpfen. Einsenkung *x* entspricht vielleicht der Riechgrube andrer Formen Fols »fossette olfact.«).

Tafel XXVII.

Alle Figuren beziehen sich auf die »Ectosomen«, welche in tiefblauer Farbe hervorgehoben sind.

Fig. 1. Die Makromere eines Übergangsstadiums von 12—16 Zellen im Asterstadium. Die Ectosomen außerhalb der Sphäre, an der ventralen Zellhälfte.

Fig. 2. Achtzelliges Stadium unmittelbar vor der Teilung der vier Makromeren. vegetative Hälfte. Einer der Kerne bereits in Prophase. Lage der Ectosomen unmittelbar über den Kernen.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein achtzelliges Stadium, alle Makromeren haben bereits die Teilungsspindel ausgebildet. Ectosomen liegen im Dotter eingebettet unmittelbar unter der ventralen Oberfläche.

Fig. 4. Ein etwas älteres achtzelliges Stadium, in dem sich bereits alle Makromeren im Asterstadium befinden. Vom vegetativen Pol. Lage und Gestalt der Ectosomen.

Fig. 5. Makromere eines 16zelligen Stadiums. Ectosomen im Umkreis der Sphäre.

Fig. 6. Die vegetative Polarfurche eines 24zelligen Ruhestadiums. Charakteristische Lage und Gestalt der Ectosomen.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein 24zelliges Stadium. Die Ectosomen beginnen sich centralwärts längs der Hauptachse zu bewegen.

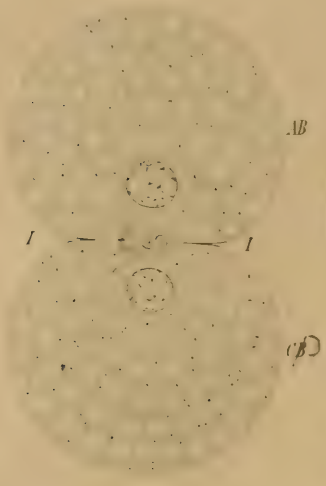
Fig. 8. Ein Teil eines Längsschnittes vom 24zelligen Stadium. Vegetative Eihälfte. Die Ectosomen ziehen in Form von Körnchenstreifen gegen das Eicentrum.

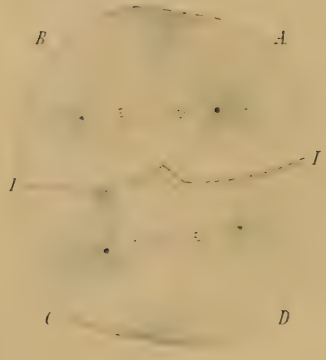
Fig. 9. Längsschnitt durch ein 24zelliges Stadium. Die Ectosomen nähern sich dem Eicentrum.

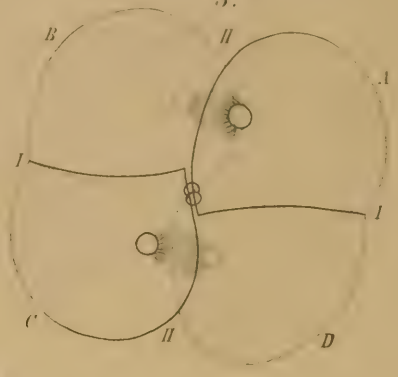
Fig. 10. Idem. Die Ectosomen haben bereits die Spitze der kegelförmigen Fortsätze der Makromeren erreicht.

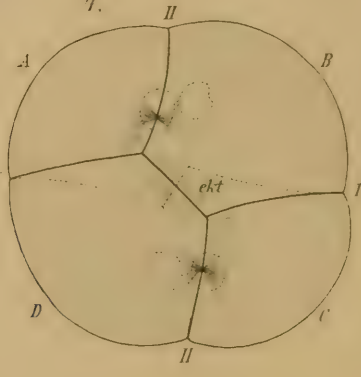
Fig. 11. Idem. Im Sammelpunkte der Fortsätze aller 24 Blastomeren ein stark vacuolisierter Raum. Die Ectosomen beginnen zu verschwinden.

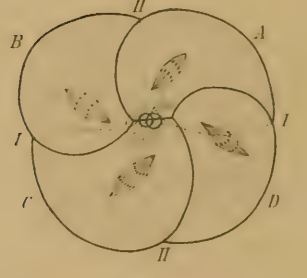
Fig. 12. Idem. Von den Ectosomen nur noch eine undeutliche Spur in einer Makromere. Die centralwärts gerichteten Spitzen der Ectosomen nach Fuchsinfärbung stark gerötet.


1.
AB
I
I
CD

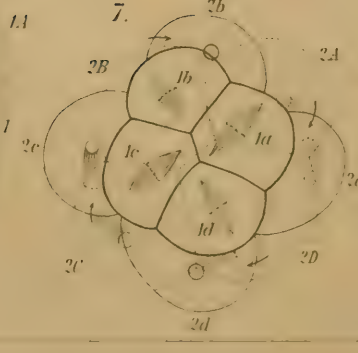

2.
B
A
I
I
C
D

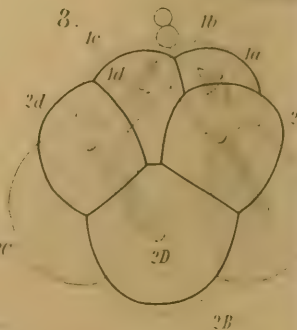

3.
B
II
A
I
I
C
II
D

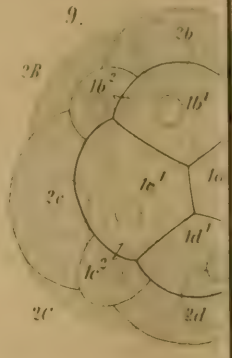

4.
II
A
B
I
ekt
I
D
C
II

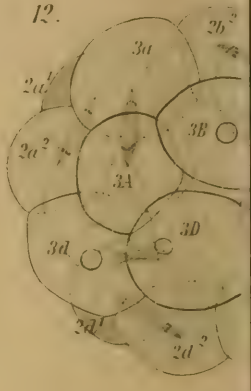

5.
II
B
A
I
I
C
D
II

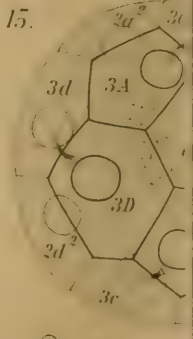
6.
II
1B
1A
1a
I
1b
1d
1c
1C
II
1D


7.
2b
2A
2B
1b
1a
I
2c
1c
2a
1d
2C
2D
2d

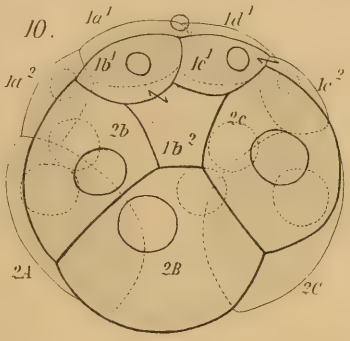

8.
1c
1b
1a
1d
2d
2C
2D
2B


9.
2b
2B
1b²
1b¹
2c
1c¹
1c
1d¹
1c²
2C
2d

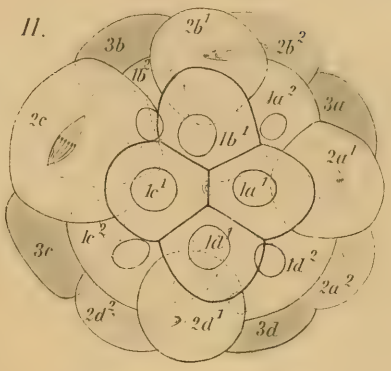

12.
2b²
3a
2a¹
3B
2a²
3A
3D
3d
2d¹
2d²

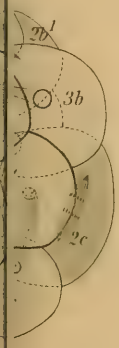

15.
2a²
3d
3A
3D
2d
3c

10.

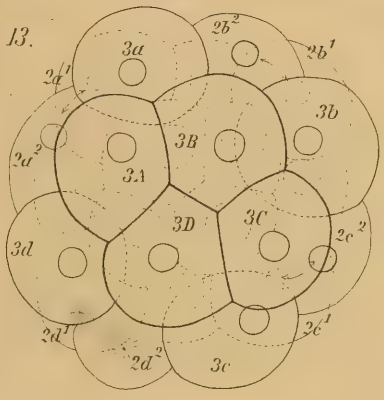


11.

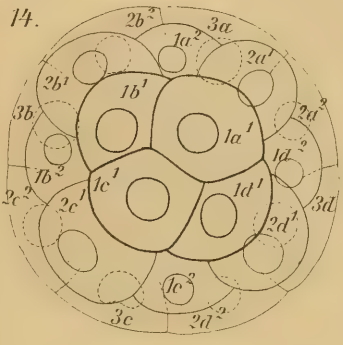


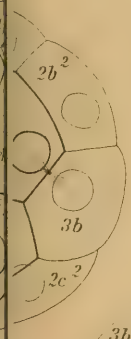


13.

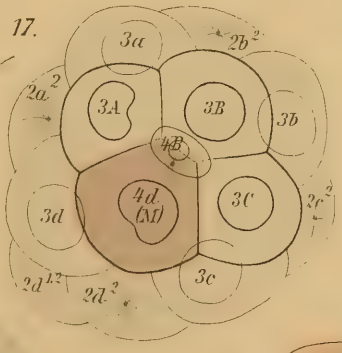


14.

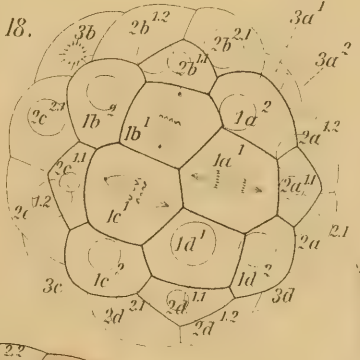




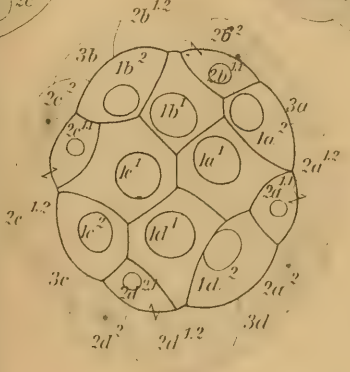
17.



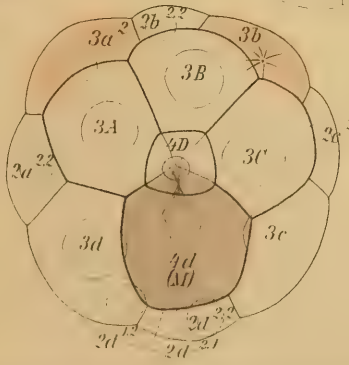
18.

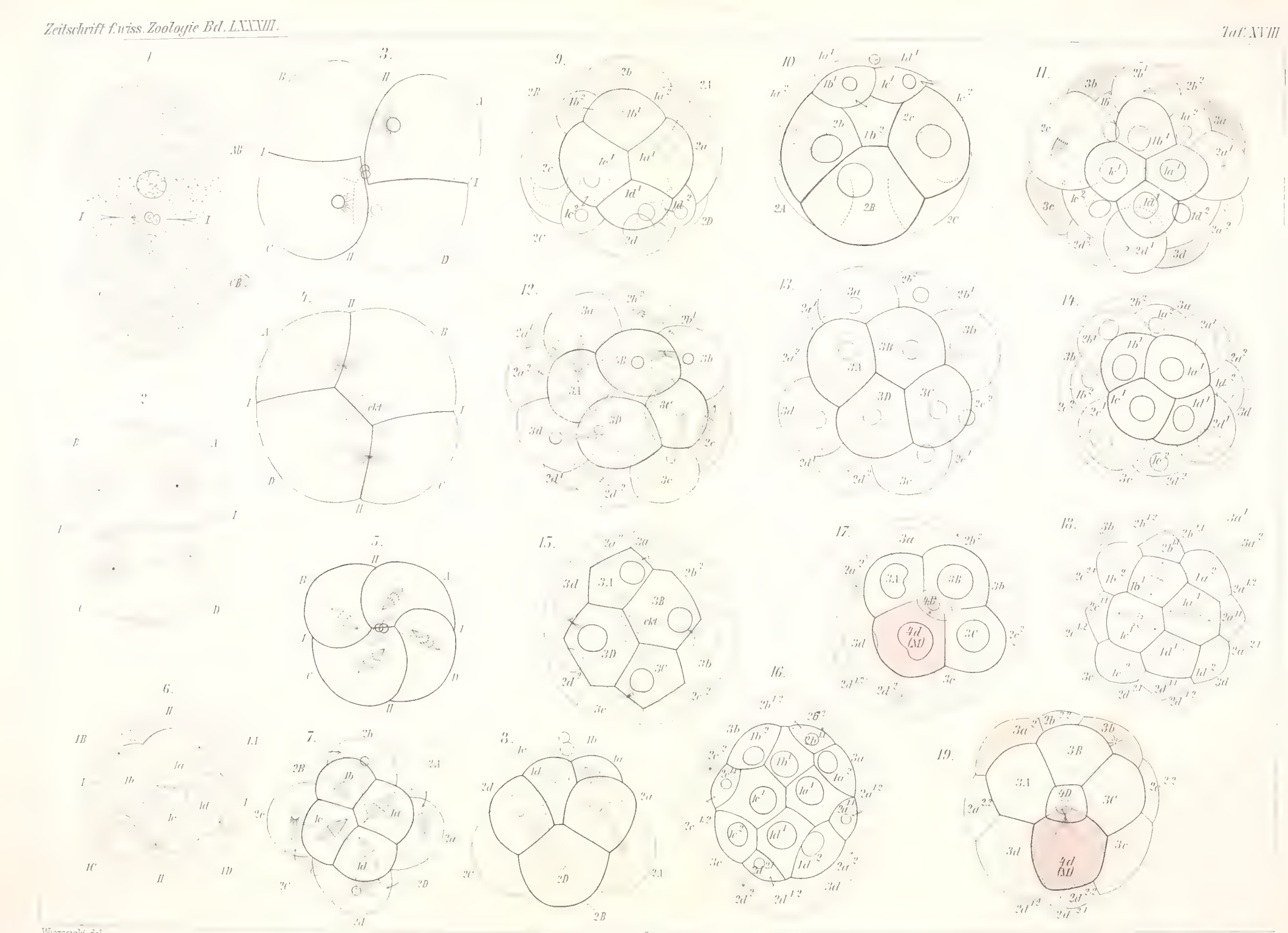


16.



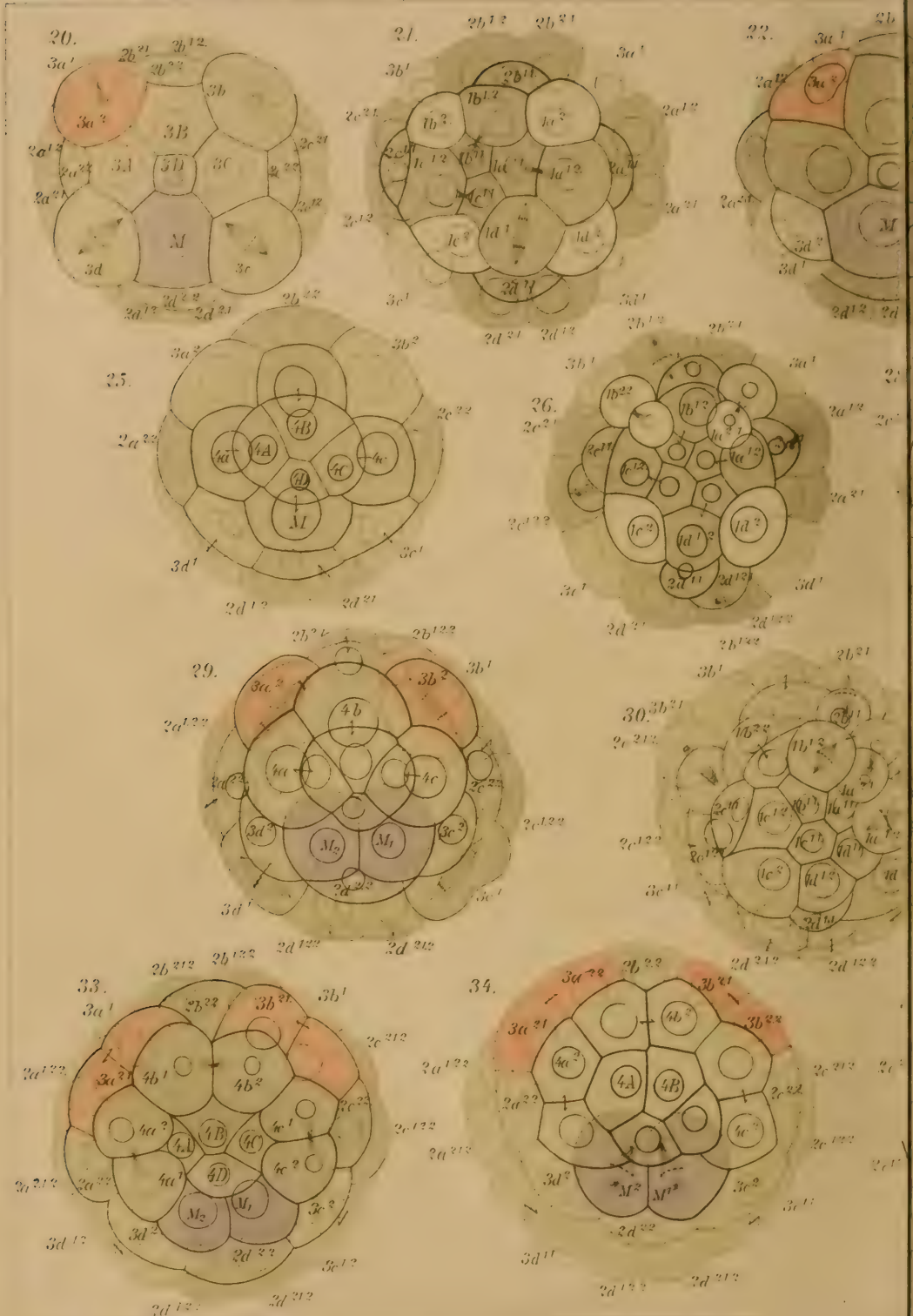
19.

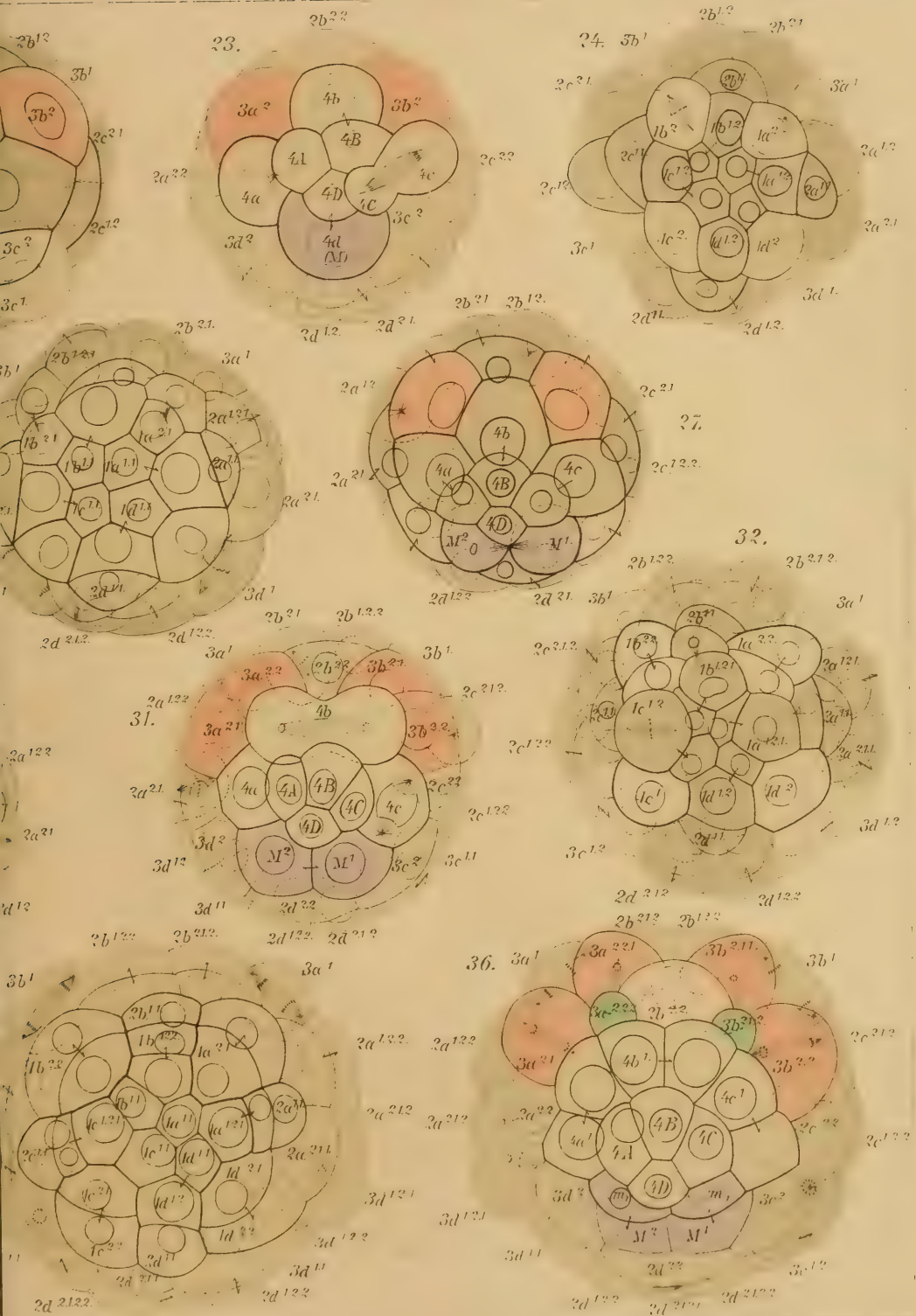




Wierzejski del

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.


20.
21.
22.
25.
26.
29.
30.
33.
34.

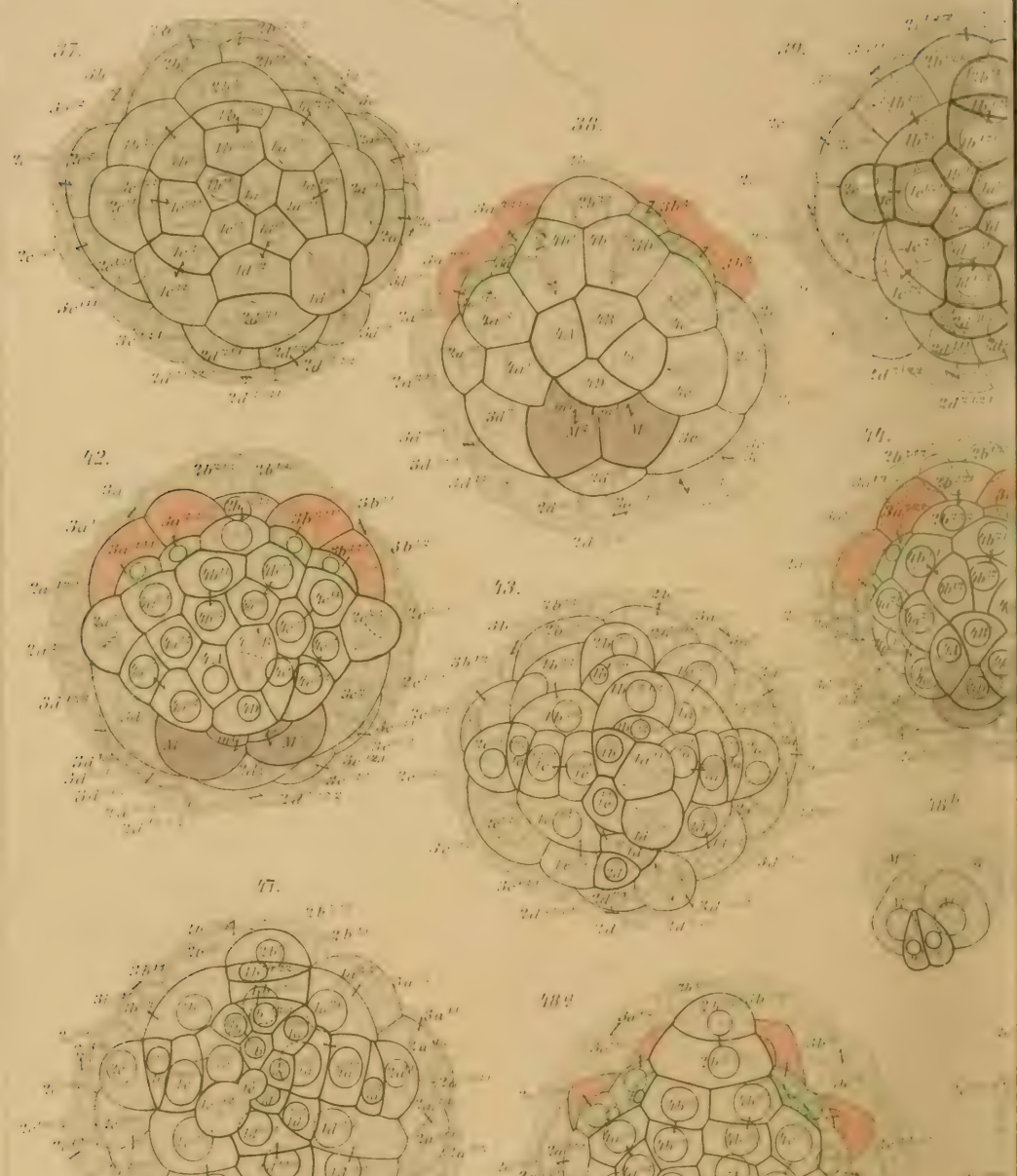


gelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

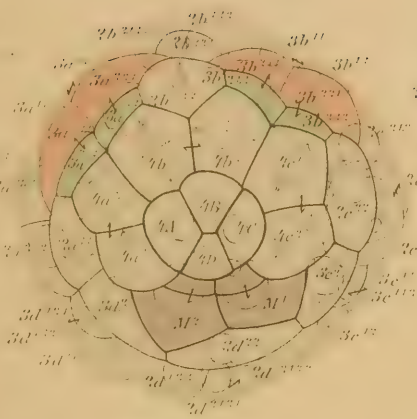
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

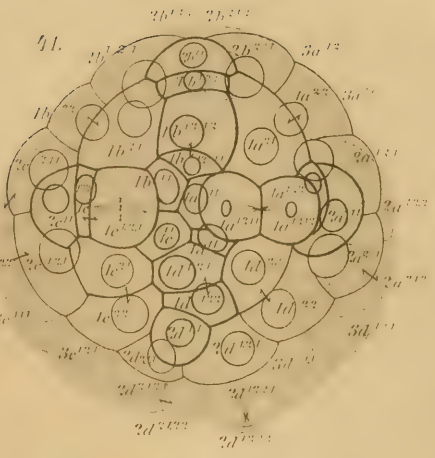


Verlag v. Wilhelm

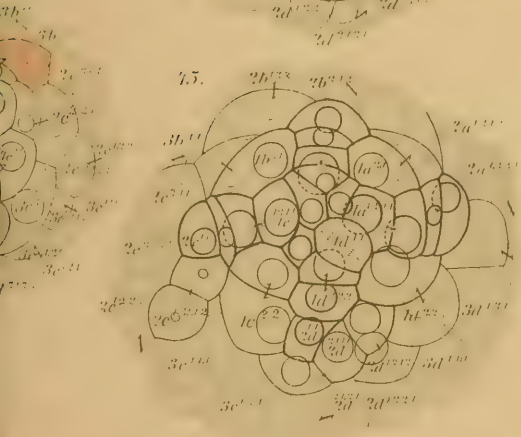
40.



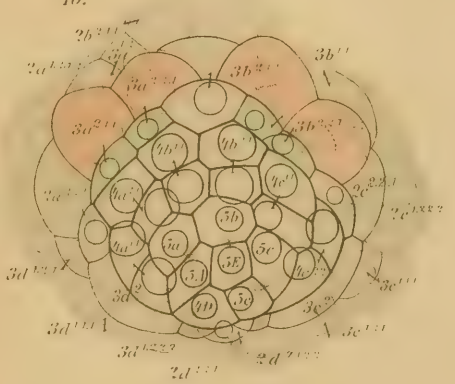
41.



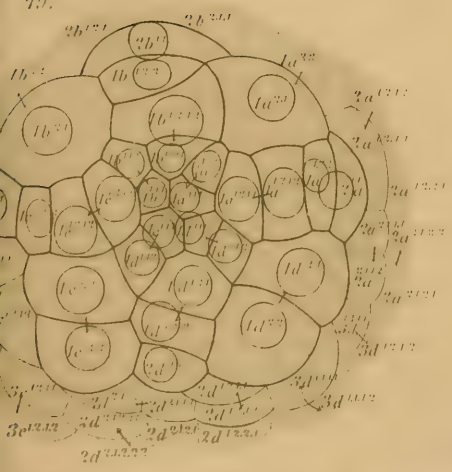
45.



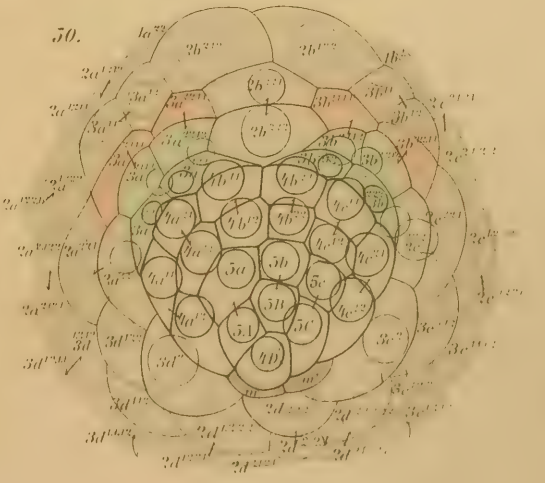
46.



49.

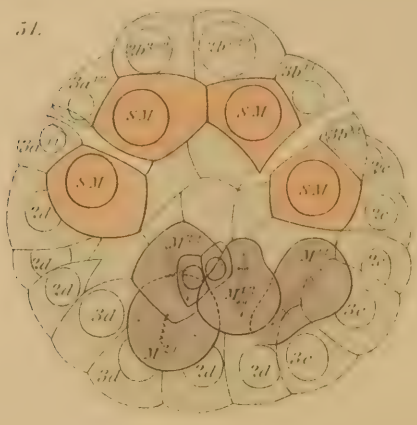


50.

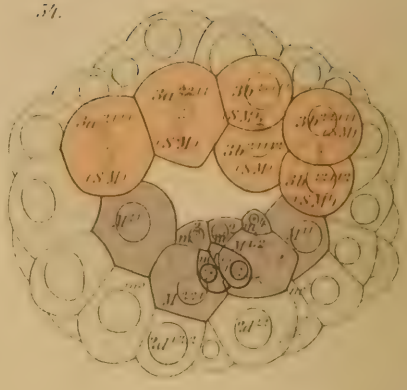


gelmann in Leipzig.

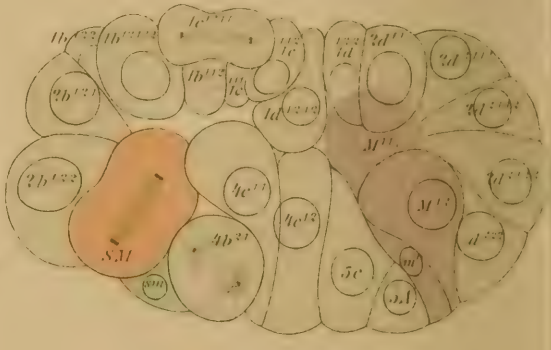
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



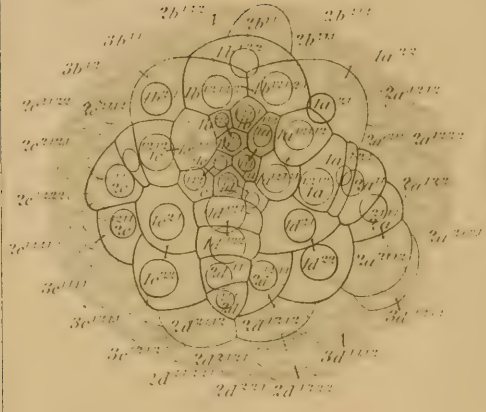
54.



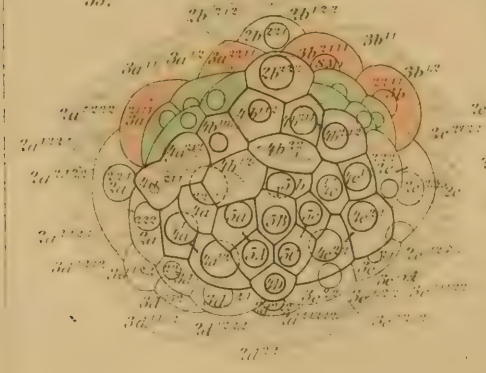
55.



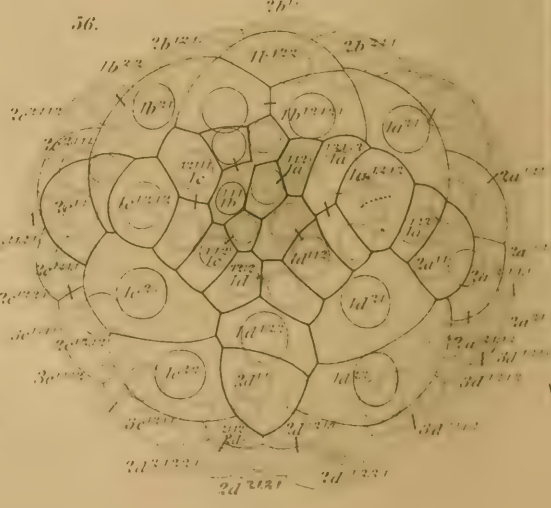
52.



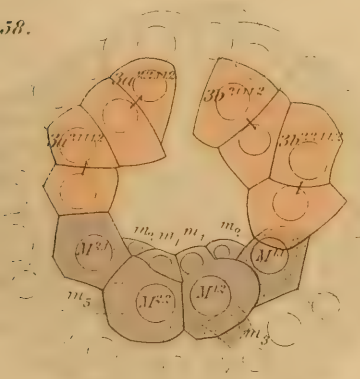
53.



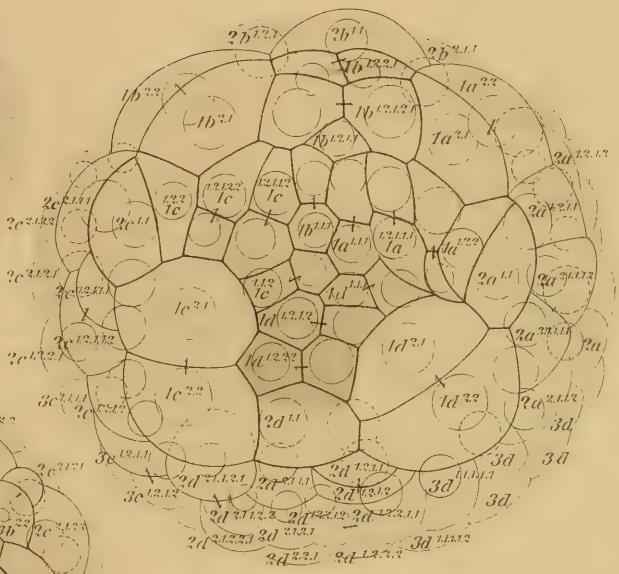
56.



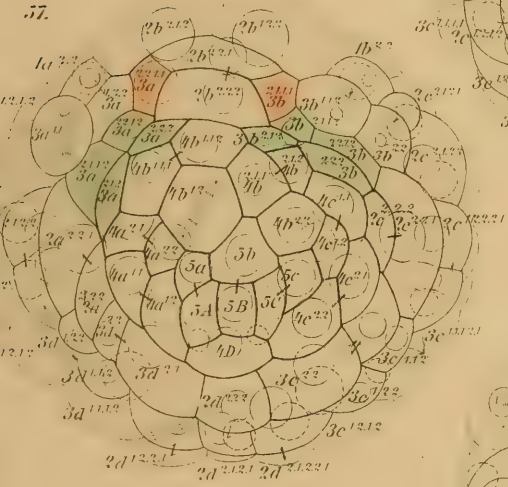
58.



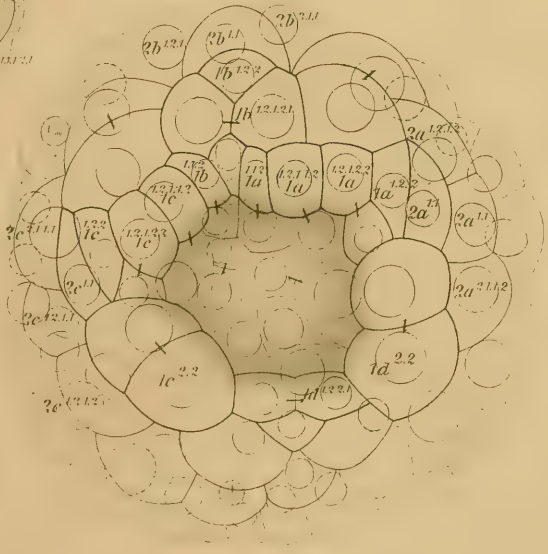
59.



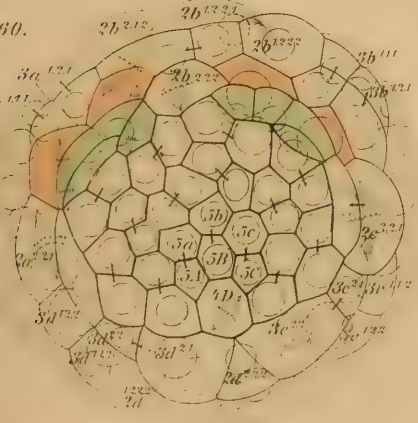
57.

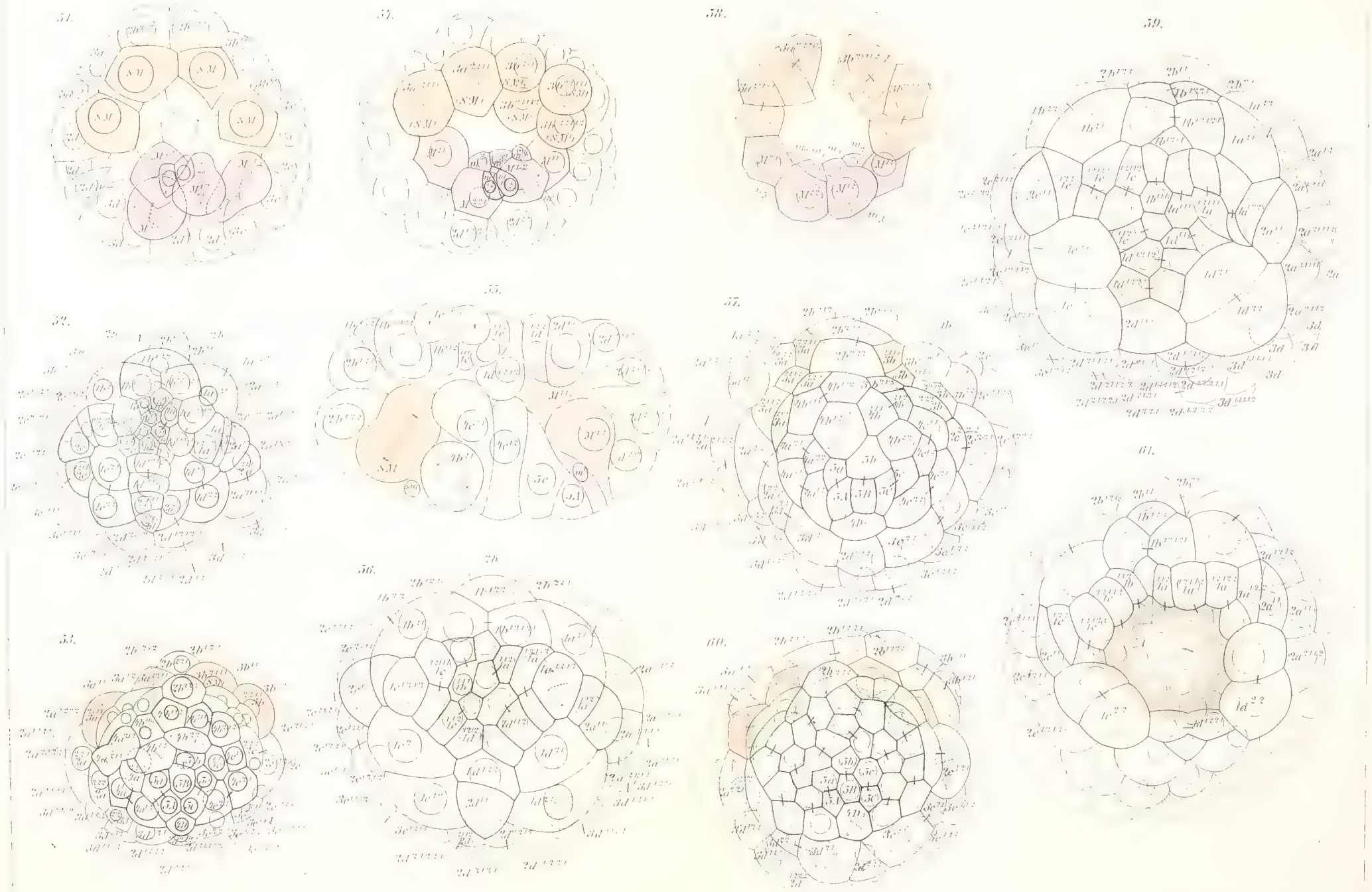


61.



60.

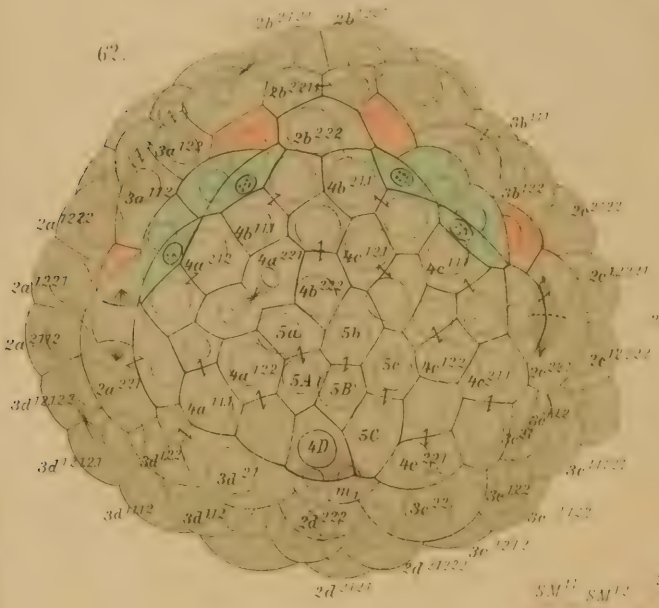




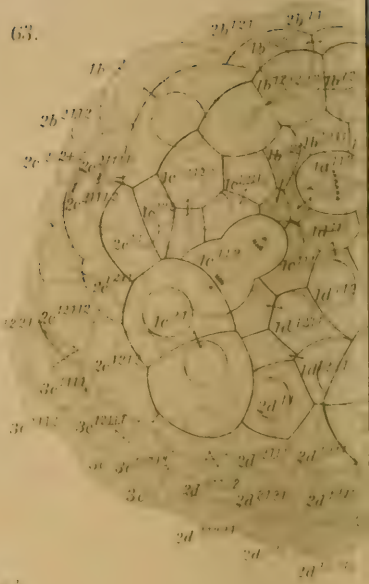
Wierzejski del.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

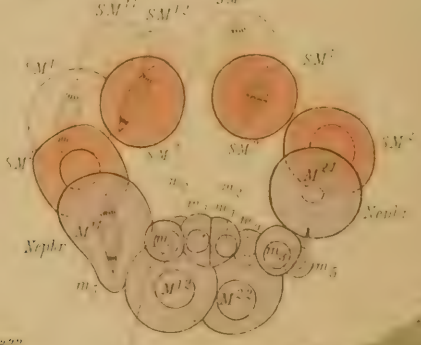
62.



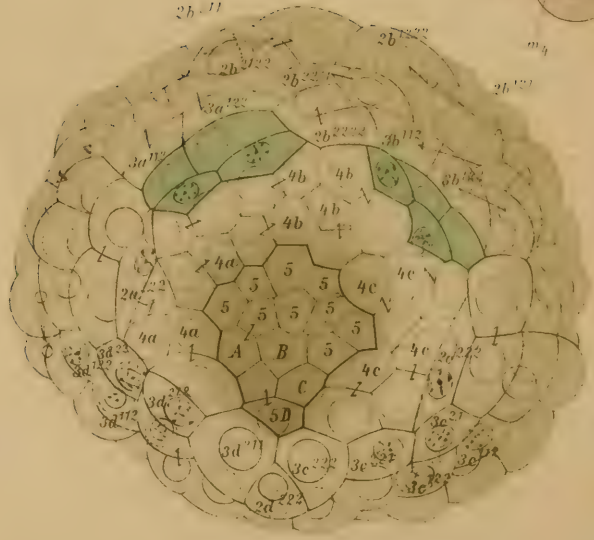
63.



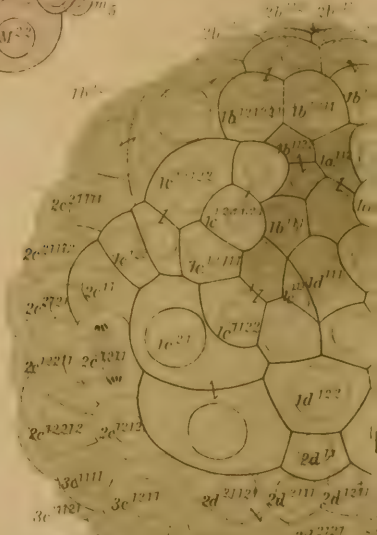
66.



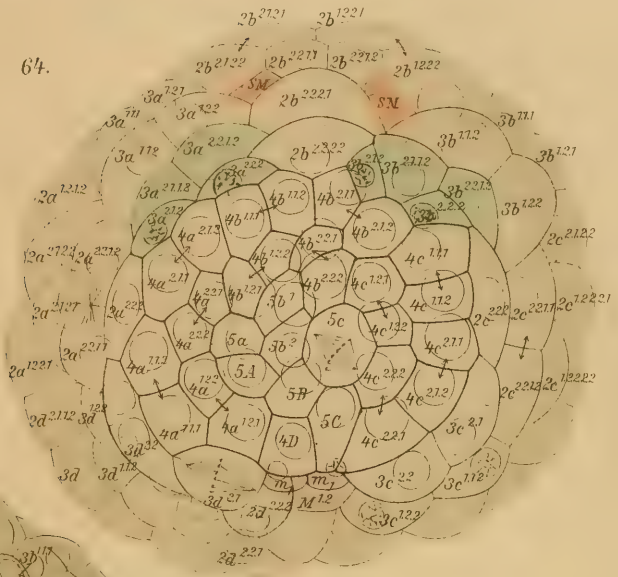
67.



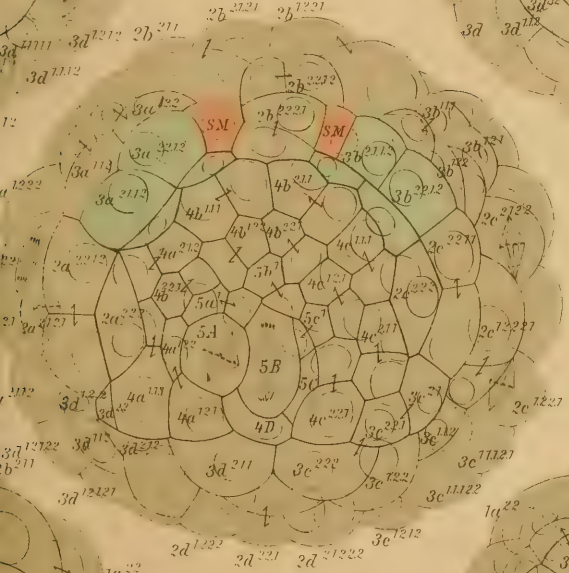
68.



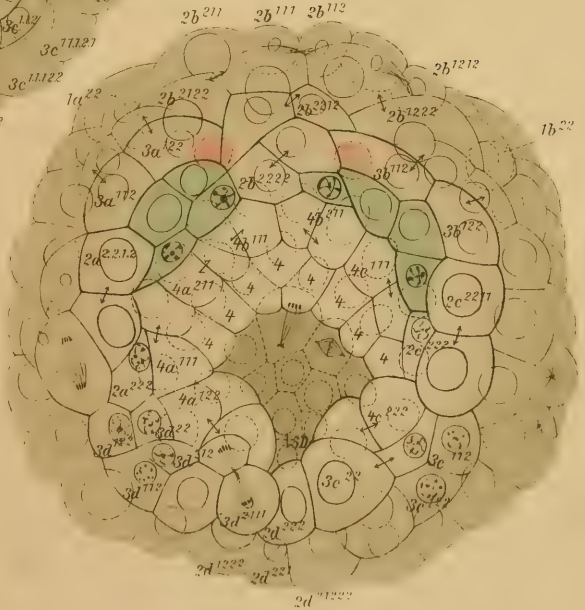
64.



65.



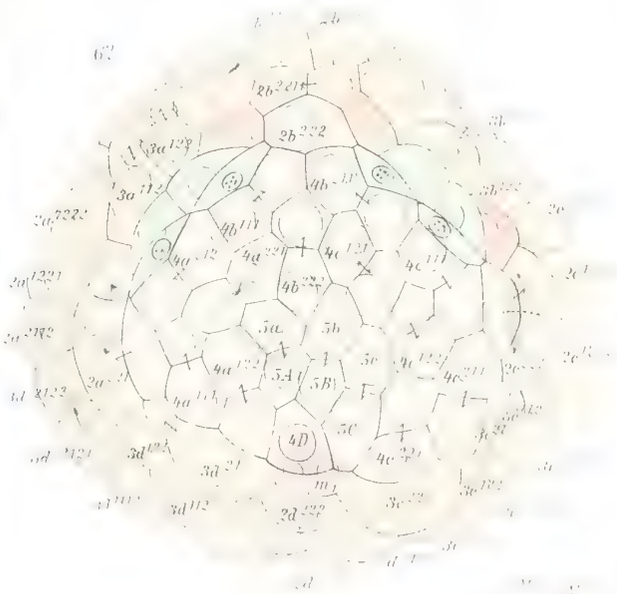
69.



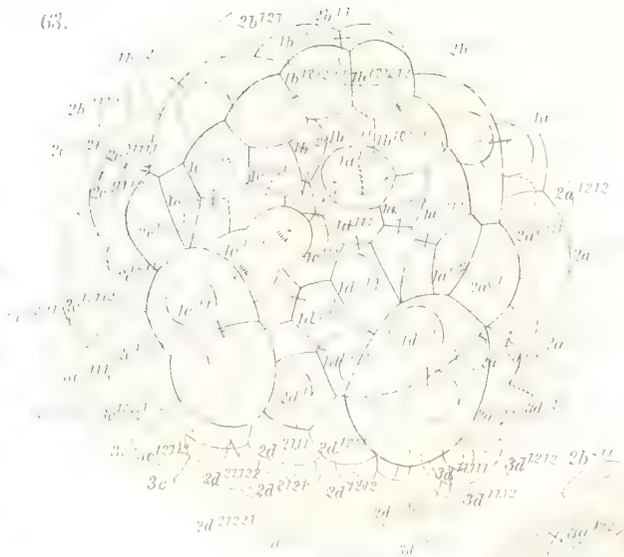
elmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

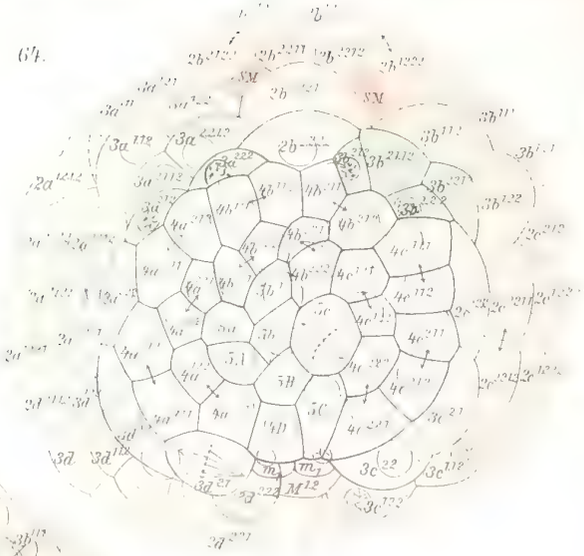
62



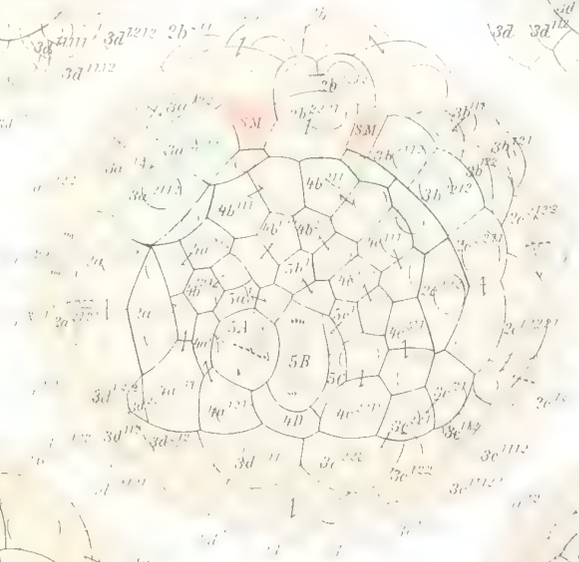
63.



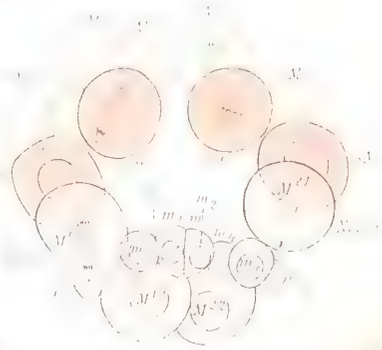
64.



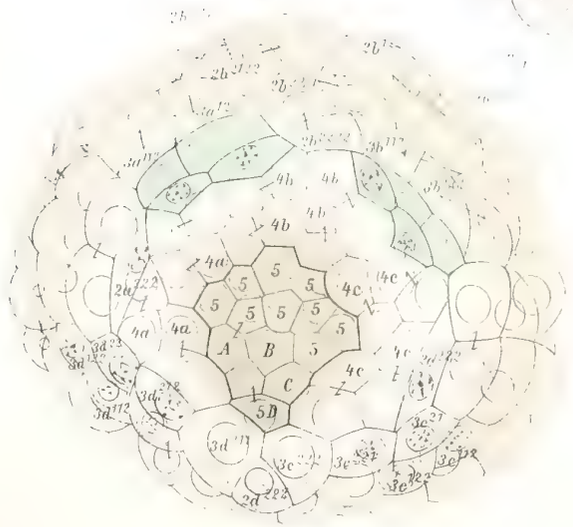
65



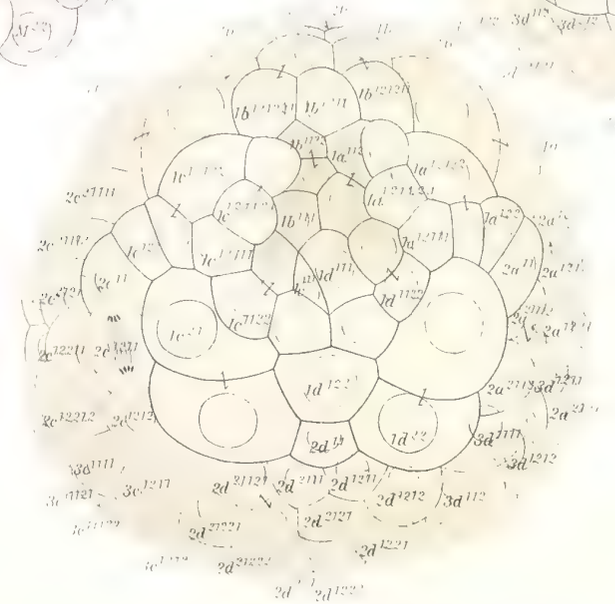
66



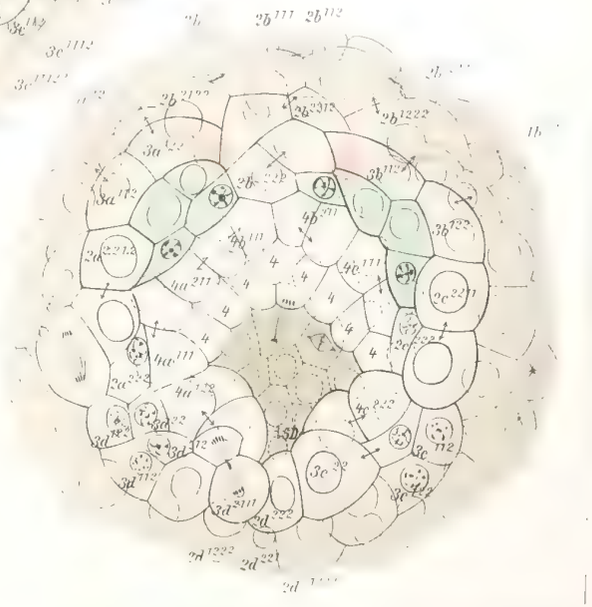
67

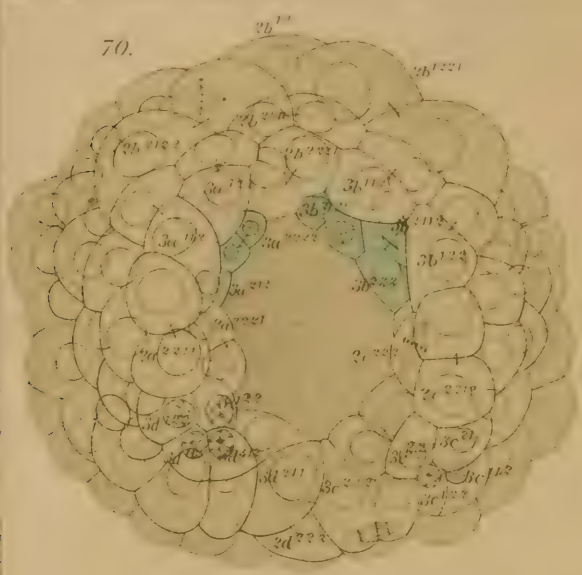


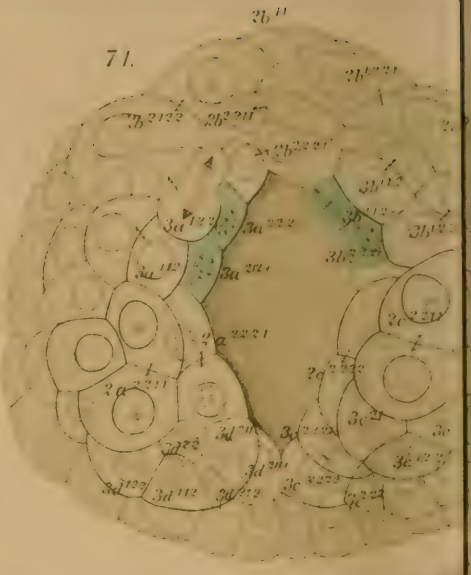
68.

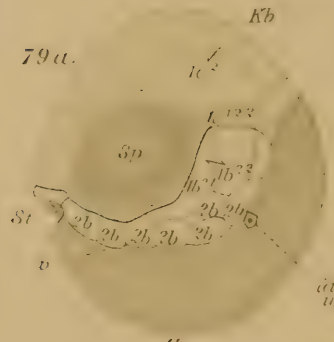


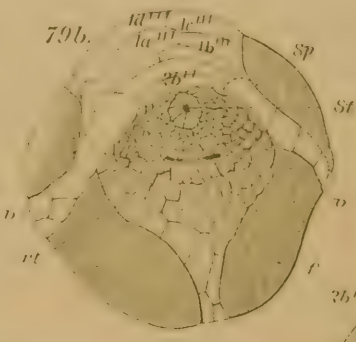
69.

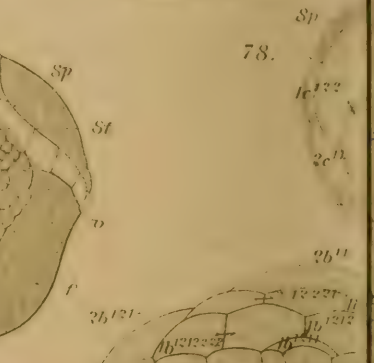


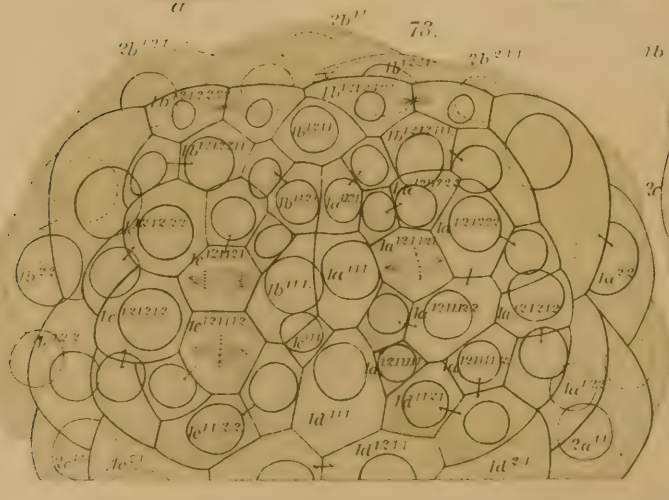

70.

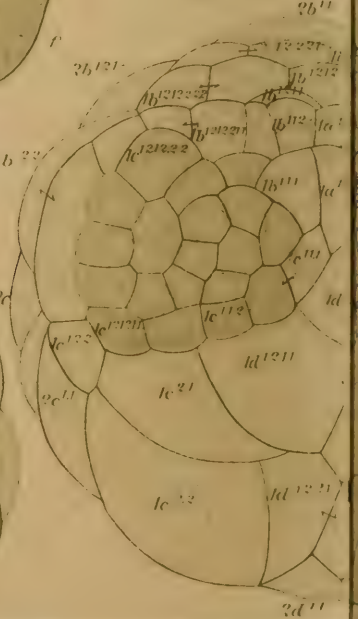

71.

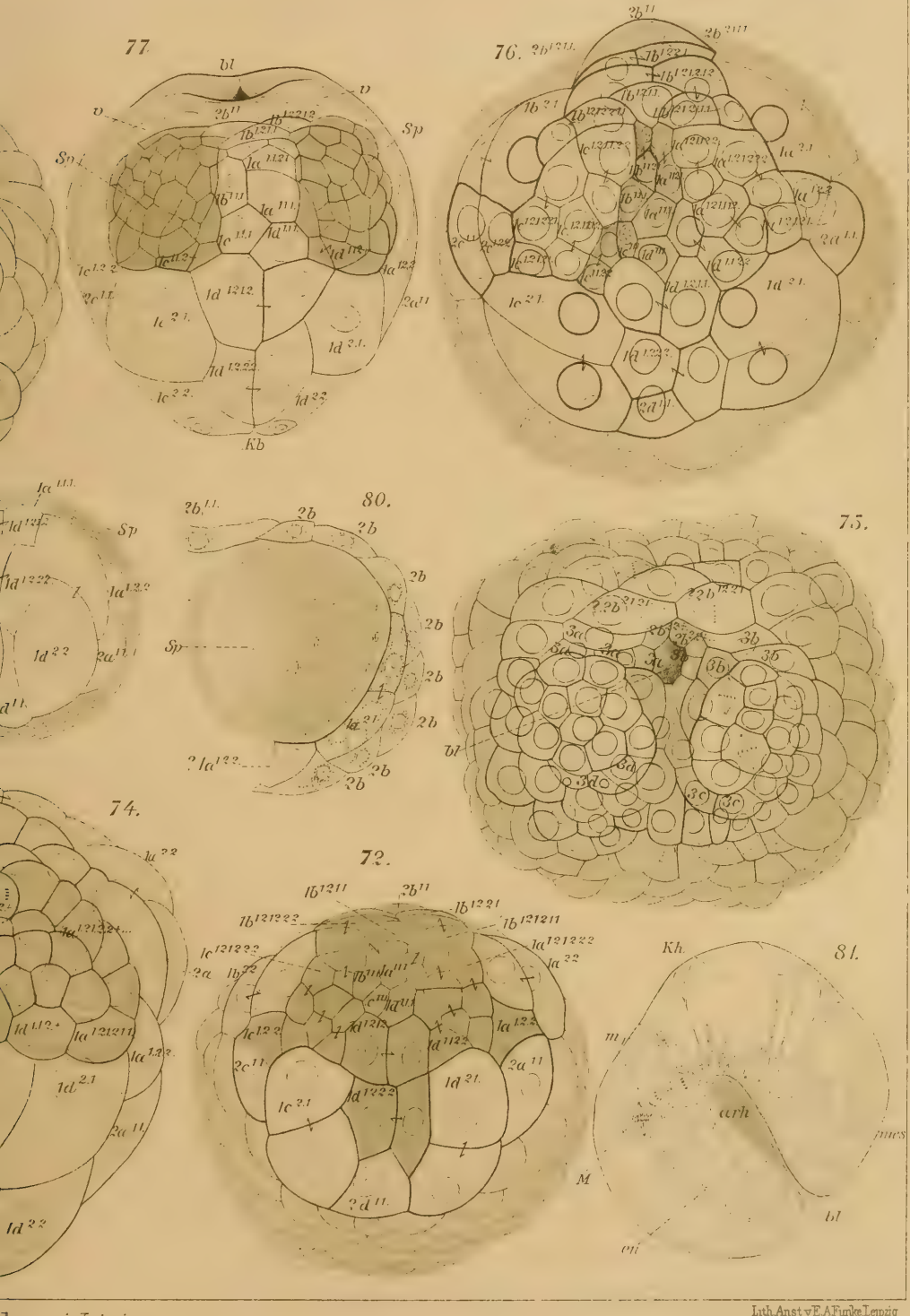

79a.
Kb
Sp
St
v


79b.
Sp
St
v
vt
f


78.
Sp

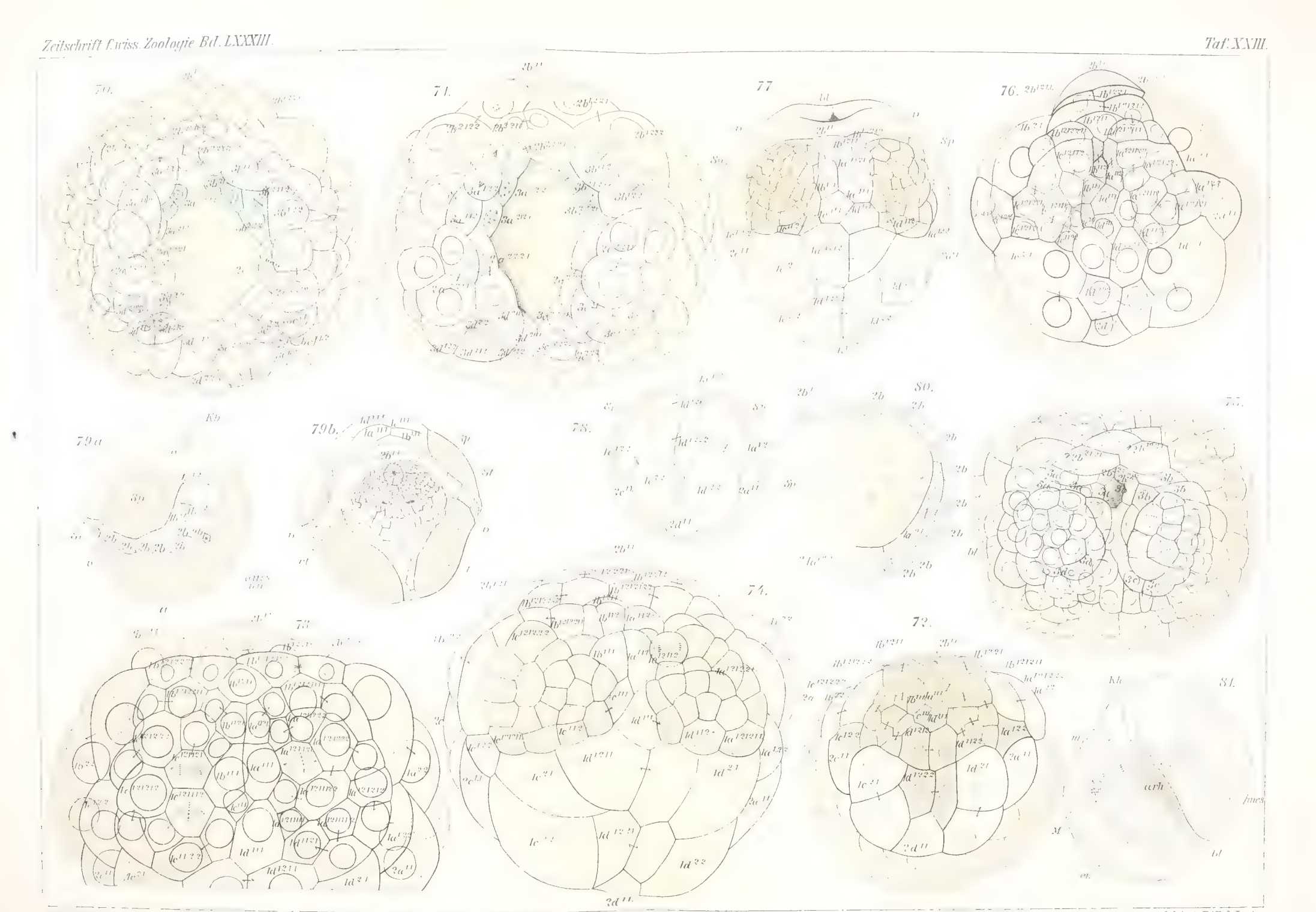

a
73.





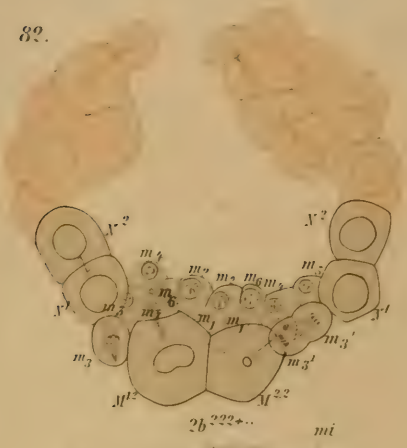
elmann in Leipzig.

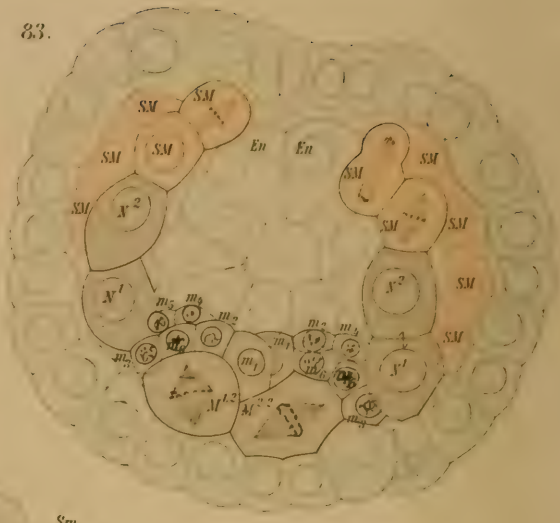
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

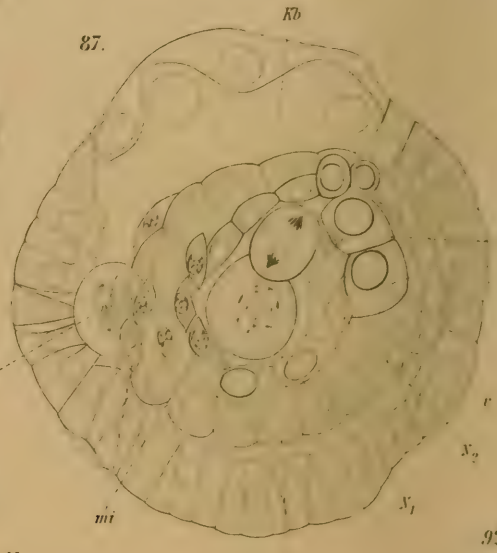


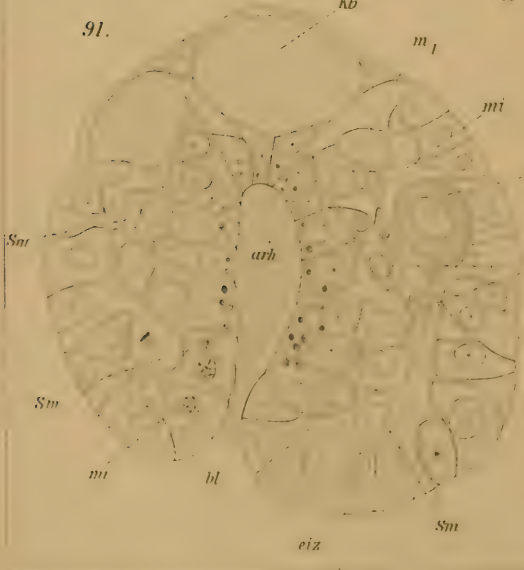
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig









82.

83.

86.

87.

91.

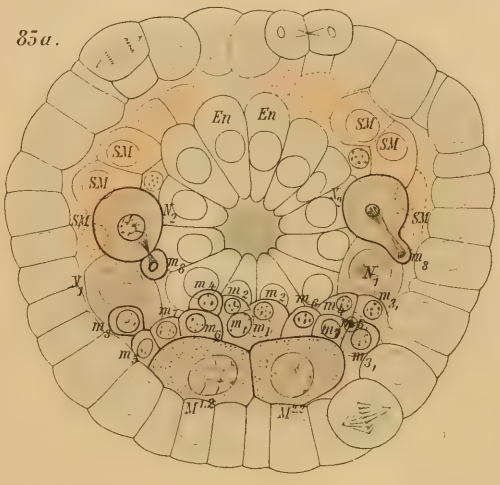
92a.

92b.

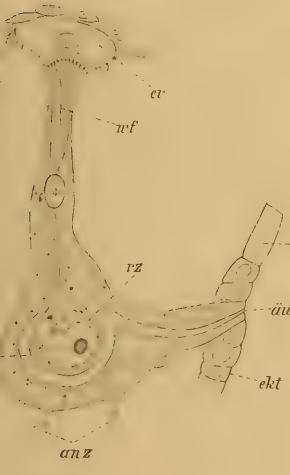
Wierzejski del.

Wilhel

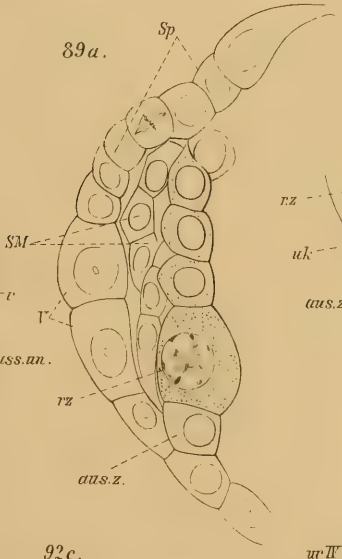
85a.



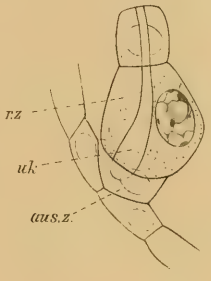
88.



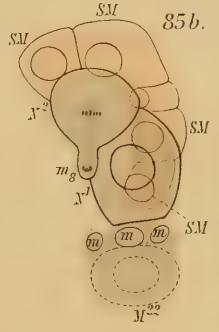
89a.



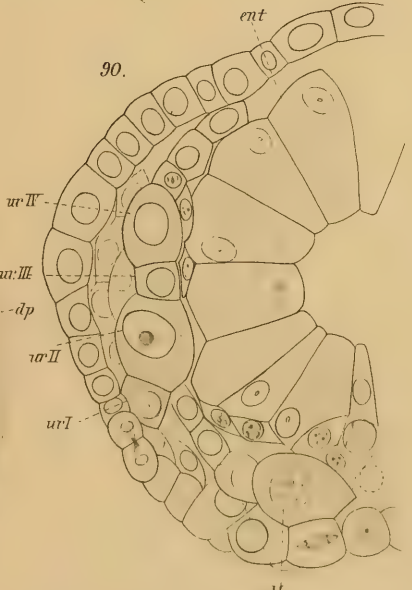
89b.



85b.

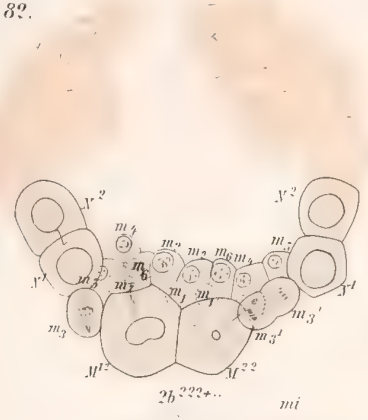


90.

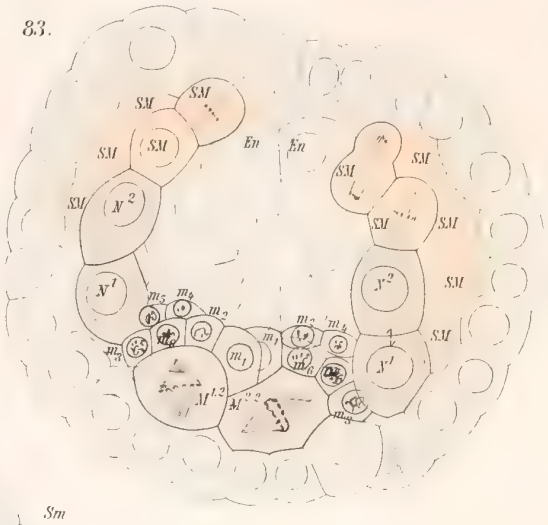


92c.

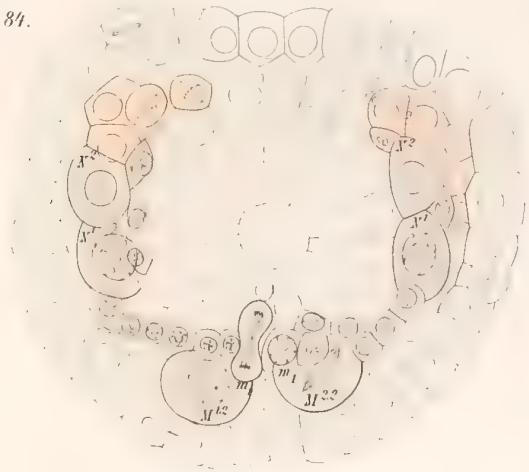
82.



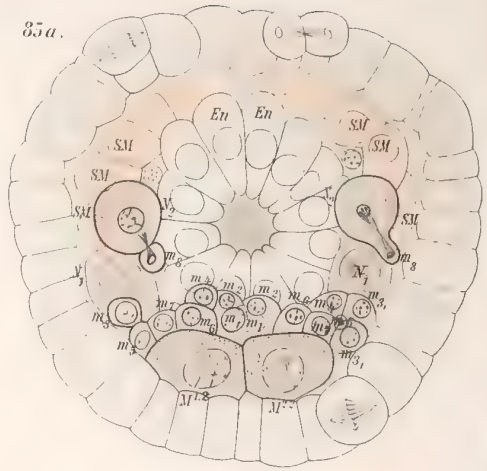
83.



84.

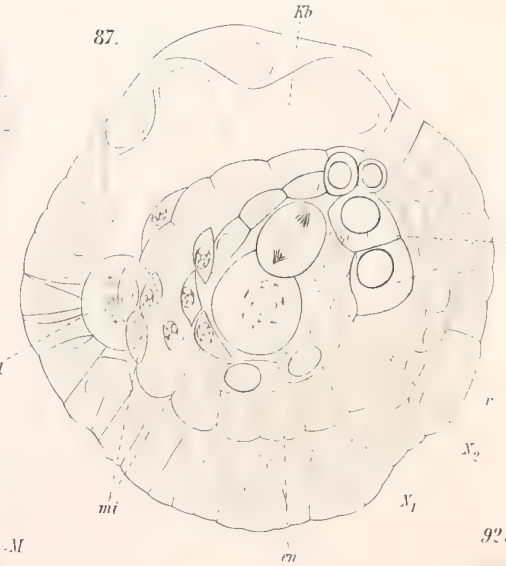


85a.



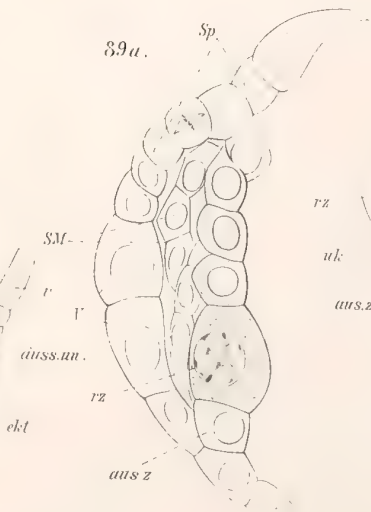
86.

87.

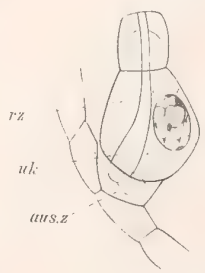


88.

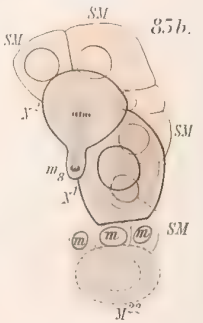
89a.



89b.

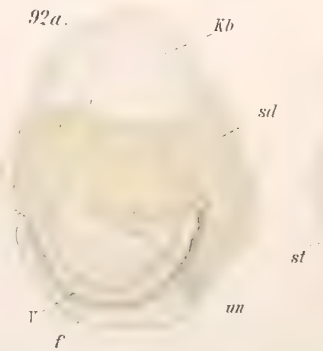


85b.



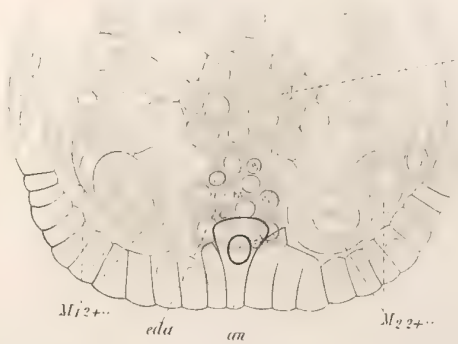
91.

92a.

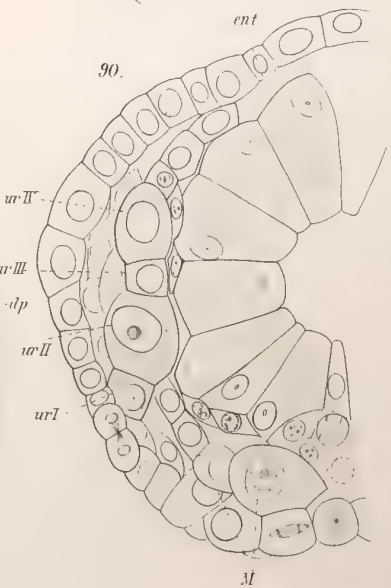


92b.

92c.



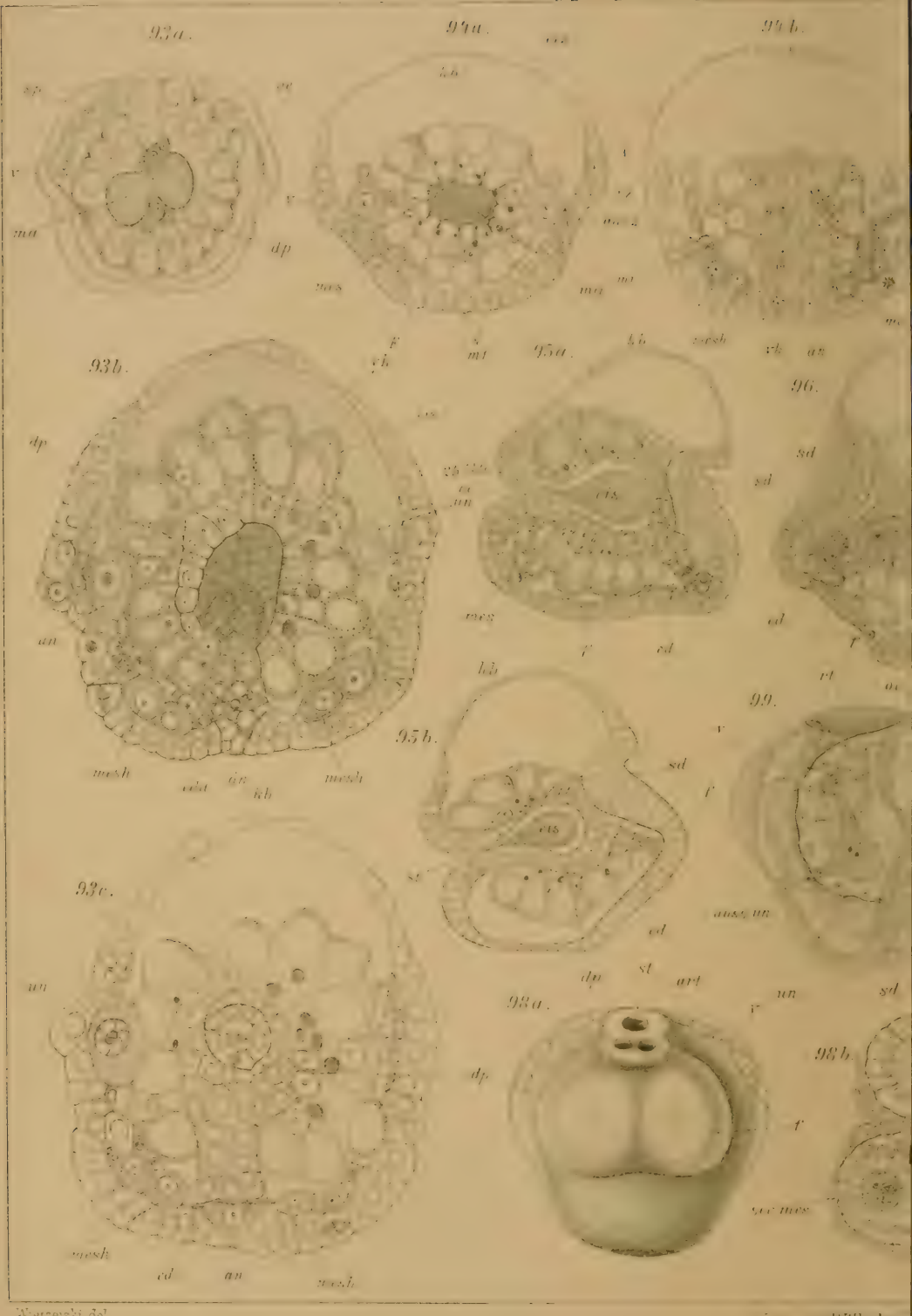
90.

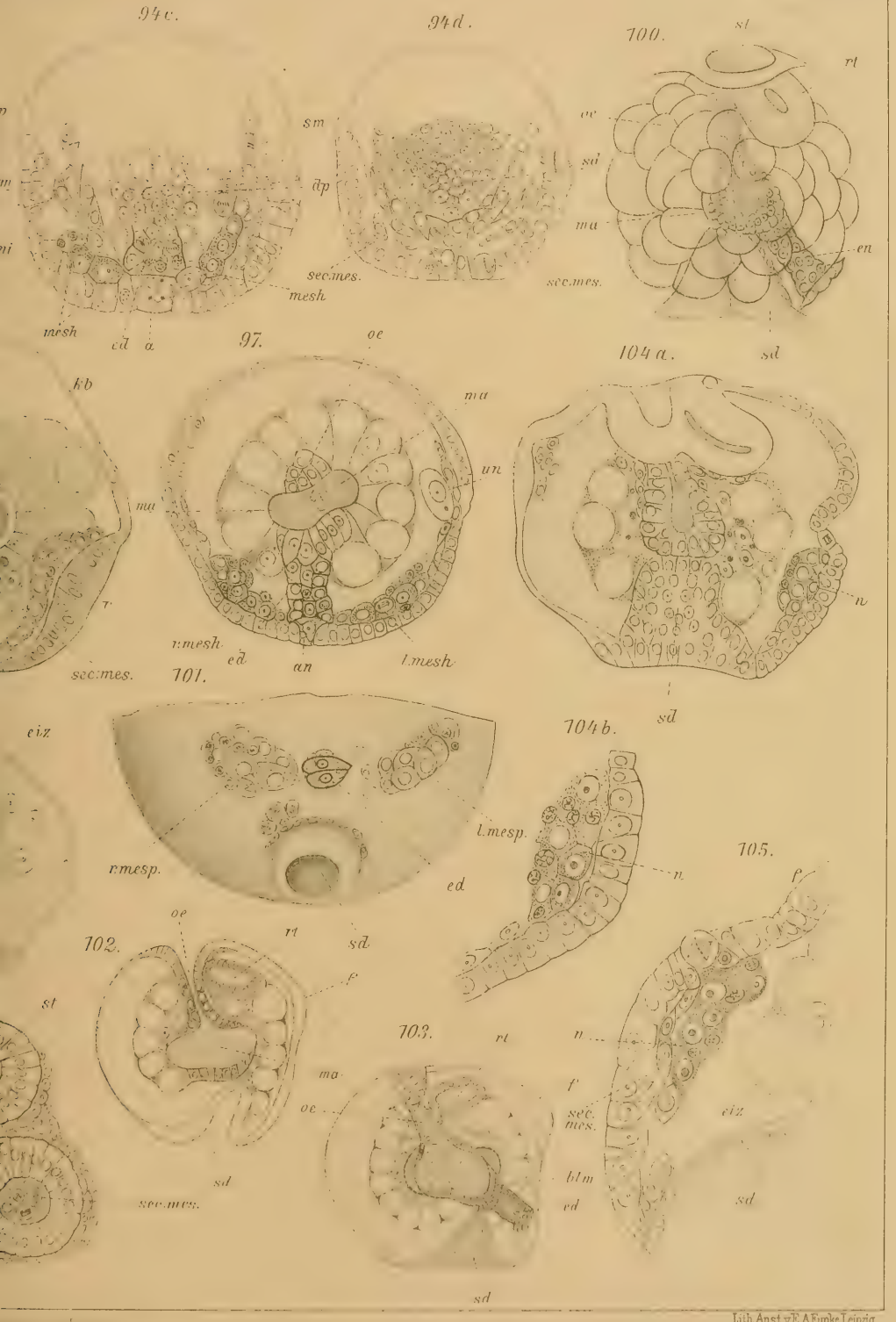


Wierzejski del.

Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.

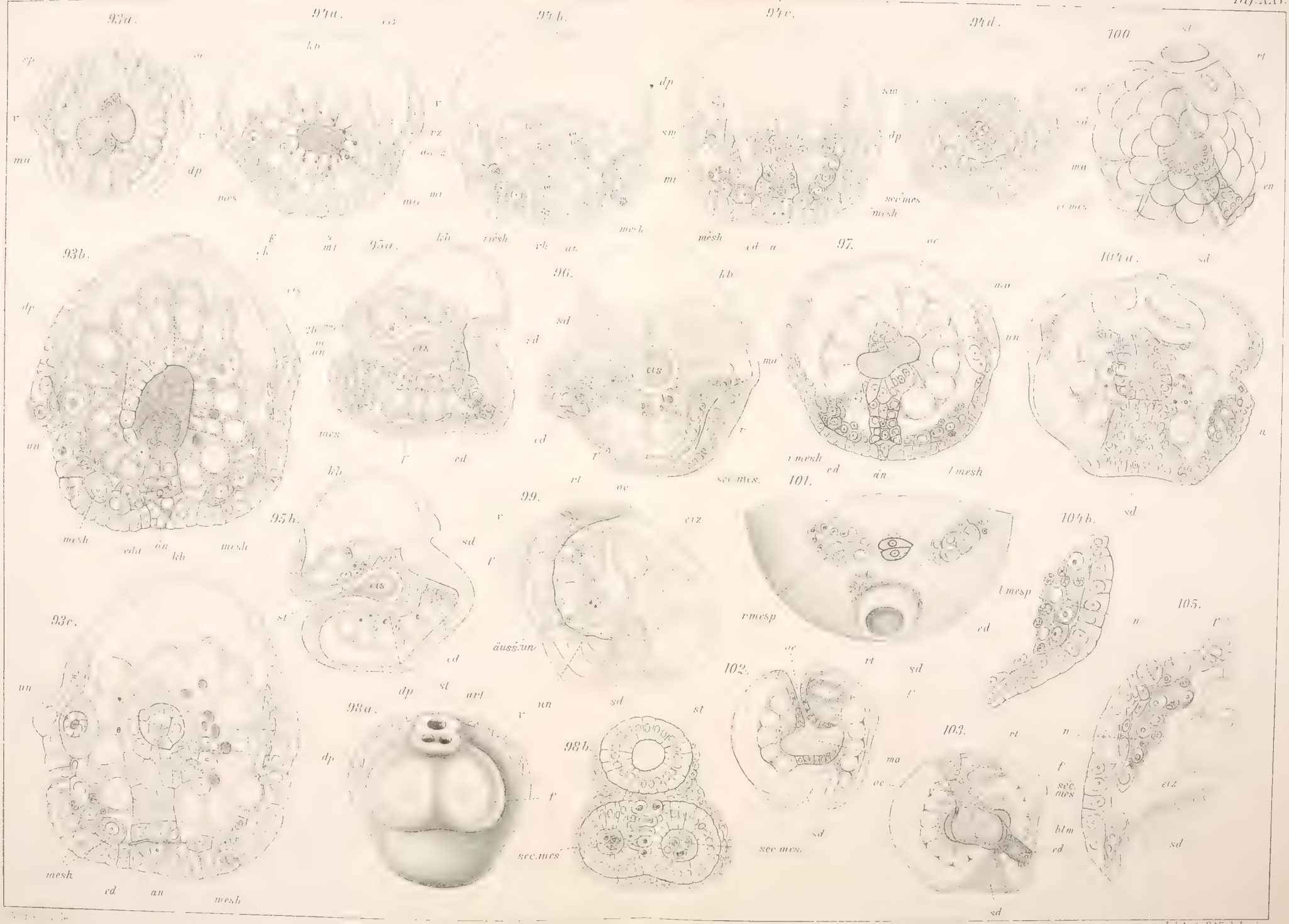
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


93a.
94a.
94b.
93b.
95a.
96.
95b.
99.
93c.
98a.
98b.
sp
ve
v
ma
dp
mes
mt
kb
vk
ms
ms
an
mesh
ed
ca
ca
ca



mann in Leipzig

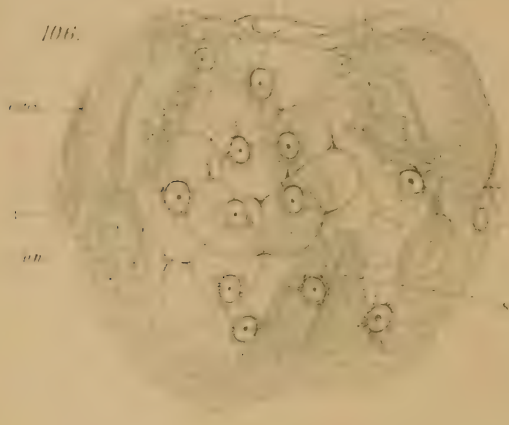
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

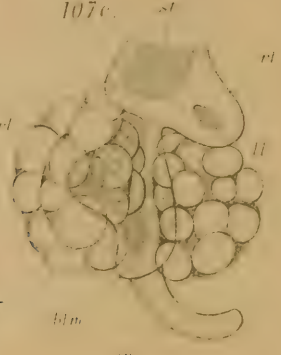
106.



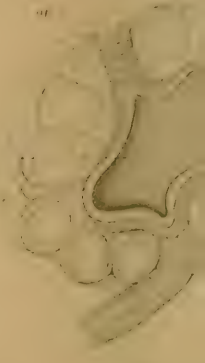
107.

a.

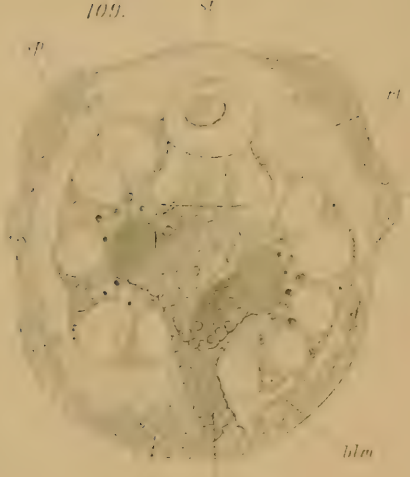
b.



107c.

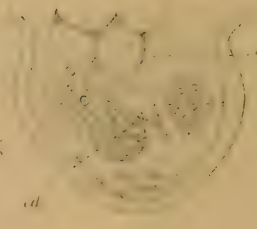


108



109.

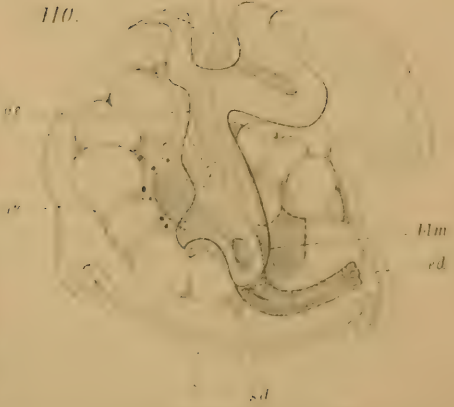
112.



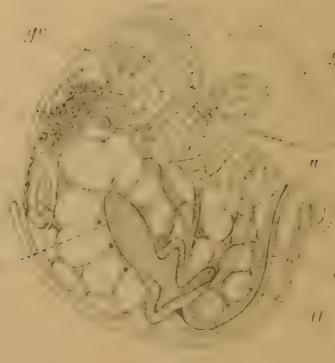
a.

b.

110.



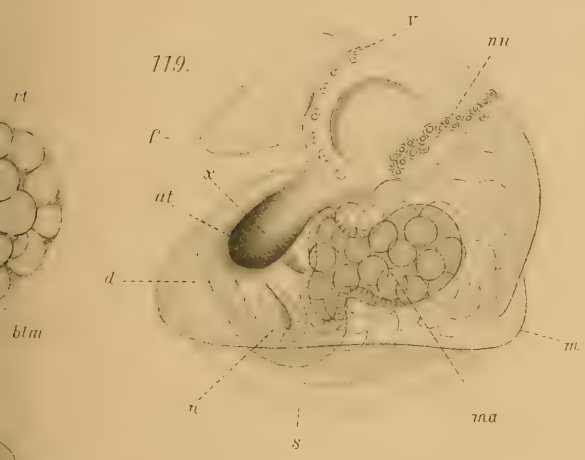
111.

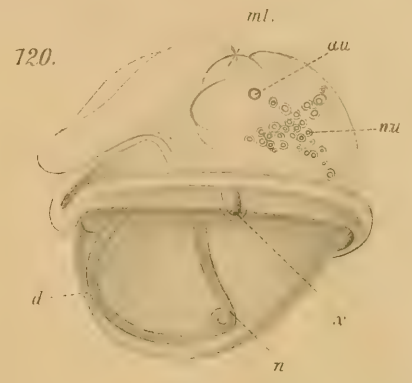


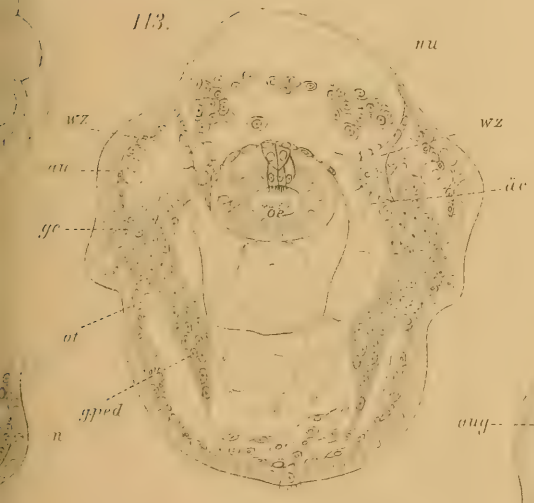
114.

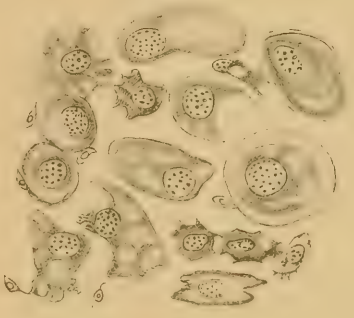
Wierzejski del.

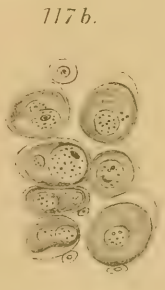
Willich



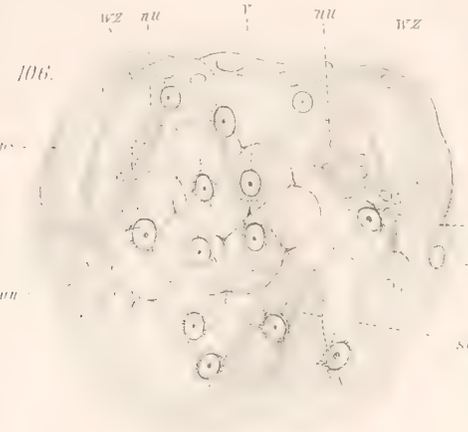


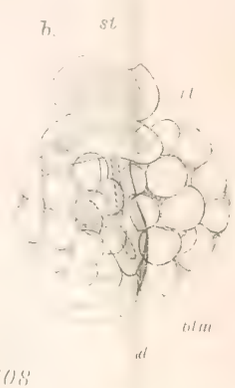


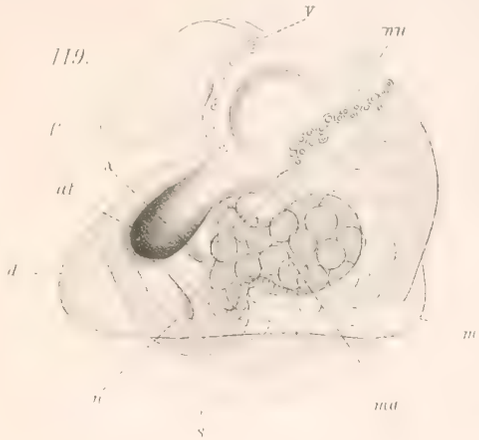


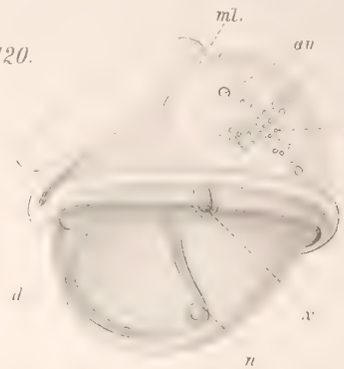


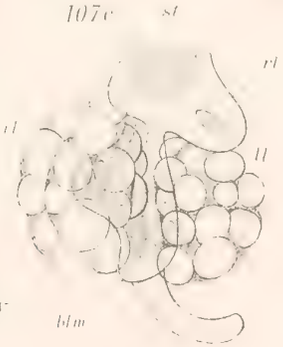
Lith Anst v F Funke Leipzig

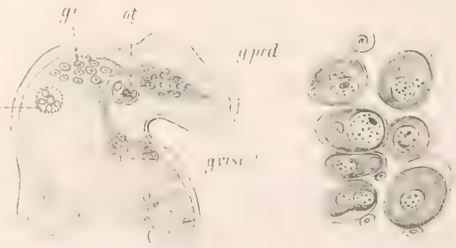


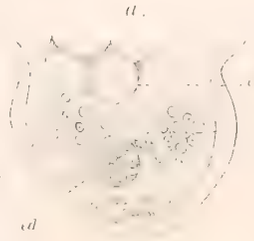


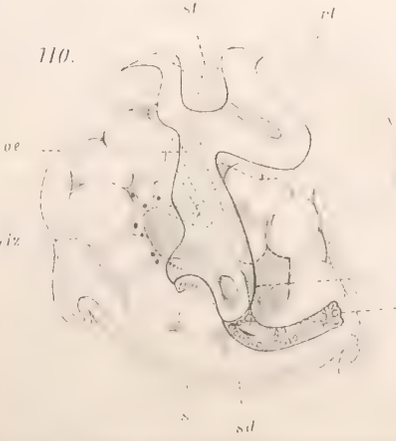


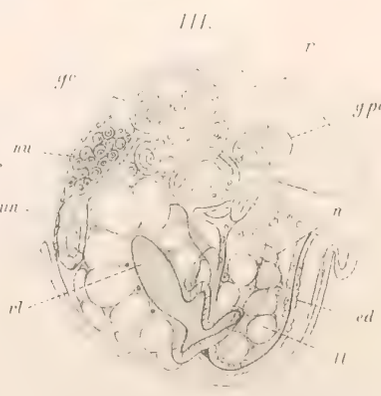


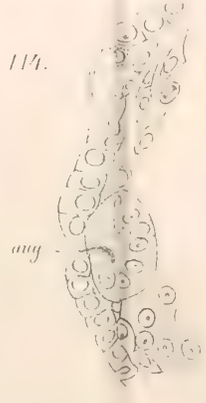






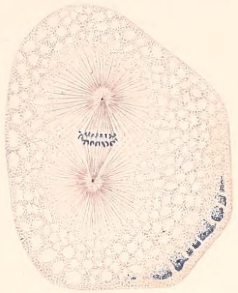


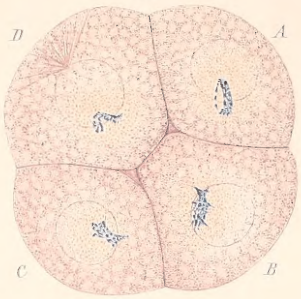


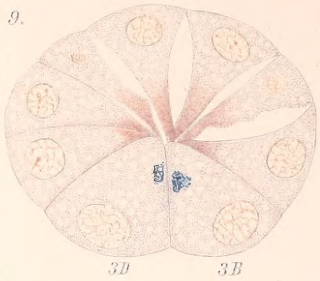


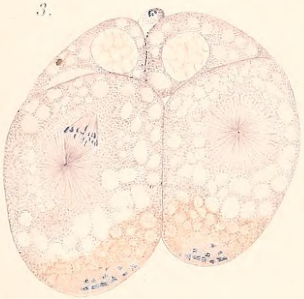
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

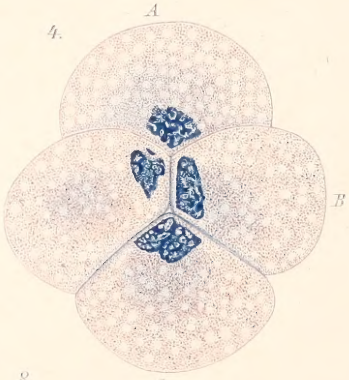
Wierzejski del.

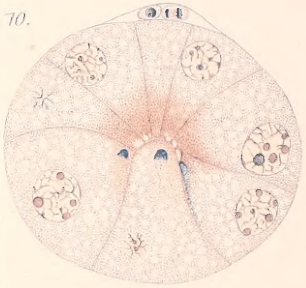

1.



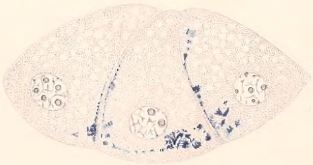


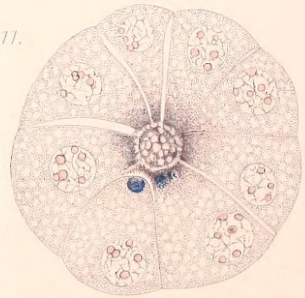

3.

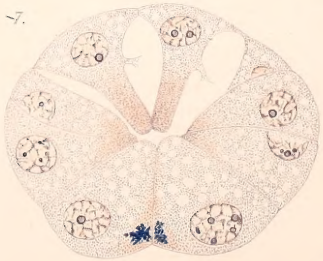


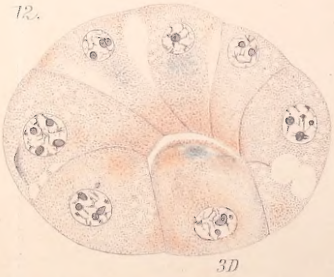


5.


8.


11.


7.



Wierzejski del.
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v E A Funke Leipzig

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00598 0636